GYRODUS UND DIE ORGANISATION DER PYKNODONTEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

VON

EDWIN HENNIG

AUS BERLIN.

Tag der Promotion: 13. Oktober 1906.

GYRODUS UND DIE ORGANISATION DER PYKNODONTEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

ACAD. LAND.BAU BIBL.

VON

EDWIN HENNIG

AUS BERLIN.

Tag der Promotion: 13. Oktober 1906.

REFERENTEN:

GEHEIMRAT PROFESSOR DR. **BRANCO.**

GEHEIMRAT PROFESSOR DR. **KLEIN.**

Mit Genehmigung der hohen Fakultät kommt hier die Arbeit ohne Tafeln zum Abdruck.

Die Arbeit wird in der „PALAEONTOGRAPHICA“ (Band 53) erscheinen.

STUTTGART.

E. SCHWEIZERBARTSCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG (E. NÄGELE)

1906.

Meiner Mutter

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548904_0063

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 137

Erster Teil: Die Gattung Gyrodus Ag.

A. Gyrodus circularis (= G. titanius Wagn.)

1. Kurze Charakteristik der Art und Angaben des Materials 138
2. Die Schädelkapsel: Beschreibung der einzelnen Knochen . . . . . 140—143
3. Der Operkularapparat: Operculum, Praeoperculum, Hyomandibulare . . . . . 144—145
4. Die Wangenpartie: Verwachsung einzelner Teile zur Gaumenstütze . . . . . 146—147
5. Das Maul: Knochen des Ober- und Unterkiefers . . . . . 147—148
6. Die Augenregion: Sklerotialring, Lacrymale, Opisthoticum, Orbitalring 149
7. Die Beschuppung: Kehlschuppen, Rumpfschuppen, Struktur . . . . . 150—151
8. Das Skelett: Flossen, Schultergürtel, Wirbelsäule und Apophysen 152

B. Gyrodus hexagonus Blainv.

1. Äußerer Habitus 153
2. Das Rumpfskelett: Flossen, Schultergürtel, Wirbelsäule, Apophysen, Bauchscheidewand . . . 154—157
3. Die Beschuppung: Verbreitung, Cykloidschuppen, Rumpfschuppen, First- und Kielschilder, Eigentümlichkeiten des Exemplars No. 6, Schleimkanäle . . . . . 157—159
4. Das Kopfskelett: Deutung der Knochen, Nackenregion, Schädelkapsel, Auge, Kiemendeckel, Hyoidbogen, Wangenpartie, Kieferknochen, Bezahnung . . . . . 160—164

C. Die Arten der Gattung Gyrodus.

1. Historisches: bisherige Einteilung . . . . . 164—165
2. Eigene Einteilung 166
3. Definitionen der Gattung und der Arten . . . . . 166—167

Zweiter Teil: Die Pyknodonten im Allgemeinen.

Kapitel I. Die Beschuppung.

a. Historische Einleitung . . . . . 168—171
b. Eigene Ergebnisse: Schuppenstruktur, Anordnung der Schuppen, Formen der Schuppen, Ausdehnung des Schuppenkleides, Anzahl der Schuppenreihen, Kiel- und Firstschilder, dorsaler Schleimkanal . . . . . 171—173

Kapitel II. Das Rumpfskelett.

a. Historische Einleitung . . . . . 174—175
b. Eigene Ergebnisse: Schultergürtel, Bauchscheidewand, Flossenstrahlen, Zahlenangaben . . 175—177

Kapitel III. Das Kopfskelett.

a. Historische Einleitung . . . . . 177—178
b. Eigene Ergebnisse: Schädelkapsel, Lage des Auges, Wangenknochen, Operkularapparat . . 179—182

Kapitel IV. **Die Bezahnung.** Seite

a. Historische Einleitung . . . . . 182—184
b. Eigene Ergebnisse: Mundknochen, reihenförmige Anordnung der Mahlzähne, Unregelmäßigkeiten, Anzahl der Zahnreihen, Zahnoberfläche und Zahngestalt, Abkauung, Schneidezähne, Zahnstruktur (Mitteilung des Herrn Professor JAEKEL, Sphaeroduszähne) . . . . . 185—194

Kapitel V. **Die Systematik.**

a. Historische Einleitung . . . . . 195—197
b. Eigene Ergebnisse: Die Arten, die Gattungen (mit Übersichtstabelle), der Pyknodontentypus (Definition), genetische Beziehungen und systematische Stellung . . . . . 197—200

Kapitel VI. **Die Lebensweise.**

1. Nahrung 201
2. Aufenthalt 201
3. Bewegung 202

Literaturverzeichnis . . . . . 203—206
Verzeichnis der im Berliner Naturkundemuseum enthaltenen Pyknodonten . . . . . 207—208

Druck von Carl Rembold, Heilbronn a. N.

Gyrodus und die Organisation der Pyknodonten

von

Edwin Hennig aus Berlin.

Einleitung.

Durch den Besitz eines reichgegliederten Innenskeletts und einer festen Hautbekleidung haben uns die fossilen Fische besonders viele Merkmale ihrer Gesamtorganisation überliefert, zumal da sie auch durch ihren Bau zu einer sehr vollständigen Erhaltung in einer Schichtfläche gut geeignet sind. Man sollte daher erwarten, daß unsere Kenntnis von ihnen entsprechend vollständig wäre. In der großen Mehrzahl der Fälle findet man jedoch nicht mehr als eine Beschreibung der äußeren Form, der Größe und Stellung der Flossen, der Wirbelzahl u. s. w., kurz alle Angaben, die zur Identifizierung und damit zu einer geologischen Schichtbestimmung im allgemeinen hinreichen. Wenn aber die Vorwelt darüber hinaus auch einen Beitrag zur Erkenntnis der Entwicklung des organischen Lebens liefern soll, so ist ein klares Bild von der Organisation, eine möglichst vollständige Kenntnis von den einzelnen Elementen des Skelettsystems eine unerläßliche Forderung.

Je mehr sich freilich die Untersuchung aufs Einzelne richtet, um so enger wird man den zu behandelnden Stoff begrenzen müssen. Anderseits ist es wieder zum Verständnis eines bestimmten Typus erforderlich, auch verwandte und konvergente Formen in gewissem Umfange zum Studium heranzuziehen. So erschien denn eine einigermaßen in sich abgeschlossene Gruppe, wie die **Pyknodonten,** nicht ungeeignet zu einem Versuch in der angedeuteten Richtung. Die Gattung *Gyrodus* Ag. wurde zum Ausgangs- und Mittelpunkt der vorliegenden Beschreibung gemacht, weil das der Arbeit zu Grunde gelegte Material zumeist dem lithographischen Schiefer Bayerns entstammt, wo dieses Genus bei weitem überwiegt.

Die gütige Erlaubnis, das schöne und reiche Material des geologisch-paläontologischen Instituts zu Berlin zu bearbeiten und die notwendige Präparation daran vorzunehmen, verdanke ich Herrn Geheimen Bergrat Professor Dr. Branco.

Herr Professor Dr. Rothpletz gestattete mit gleichem Entgegenkommen, daß ich bei einem kurzen Aufenthalt in München die dortige Sammlung zum Vergleich studierte, wofür ich auch an dieser Stelle noch einmal meinen ergebensten Dank aussprechen möchte.

Ganz besonderen Dank aber schulde ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Jaekel für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, für die mannigfache Förderung und Beratung und für die liebenswürdige Überlassung seines eigenen wertvollen Materials an Präparaten zu mikroskopischen Studien.

Erster Teil.

Die Gattung Gyrodus, Ag.

Als Pyknodonten unterschied Agassiz unter den Ganoiden jurassische bis tertiäre Formen, die sich durch regelmäßige Anordnung ihrer Mahlzähne in Längsreihen auszeichnen. Als *Gyrodus* wurden diejenigen von ihnen bezeichnet, welche im Gegensatz zu den übrigen eine bestimmte Skulpturierung der Zahnoberfläche (s. Teil II, Kap. IV, a) erkennen lassen. Neue Gattungsmerkmale wurden von Egerton in der Ausdehnung des Schuppenkleides über den ganzen Rumpf, von Wagner in der tiefen Gabelung der Schwanzflosse und in der hohen Lage der Wirbelsäule, von Heckel in der spitz-konischen Form der Vorderzähne und den „getrennten Halbwirbeln" (s. Teil II, Kap. II, a) hinzugebracht. Diese engere und schärfere Fassung des Gattungsbegriffs hatte bald die Entfernung einiger von Agassiz selbst hierhergestellten Arten und die Heranziehung vorher außenstehender zur Folge, so daß sich allmählich das Bild dieses Typus nicht unwesentlich veränderte.

Gyrodus circularis Ag.

(= *Gyrodus titanius*, Wagner.)

Taf. X.

Unter dem Namen *Gyrodus titanius* faßte Wagner 1861 vier große *Gyrodus*-Arten zusammen, die als *circularis*, *rhomboidalis* und *punctatissimus* von Agassiz und als *multidens* von Münster bezeichnet worden waren, sowie das von Quenstedt und O. Fraas erwähnte große Nusplinger Exemplar, überhaupt jeden bekannten *Gyrodus* mit einer Länge „von 2 bis 3 Fuß" inkl. Schwanzflosse. Smith-Woodward hat in seinem Katalog vom British Museum die Priorität Agassiz's gewahrt und den Speciesnamen *circularis* für diese Art wieder eingesetzt. Diese Form ist in der Berliner Sammlung nur durch zwei Exemplare vertreten. Das eine aus Eichstädt stammend läßt, wie auch fast sämtliche zur Zeit in München befindlichen Stücke kaum mehr als die allgemeinen Umrisse und Proportionen erkennen. Das andere von Solenhofen ist sogar nur in einigen Bruchstücken erhalten, es fehlen ihm die unpaaren Flossen außer der Kaudalen und ein Teil des Hinterleibes. Dagegen ist der ganze Kopf und der Schuppenpanzer des Vorderleibes erhalten, wenngleich eine von der Nasenregion unter den Kiemendeckel hinweg nach hinten verlaufende Bruchlinie den Zusammenhang stört. Im Verlauf der Untersuchung erwies sich nun die obere Hälfte als so vortrefflich erhalten, daß dieses Exemplar ungeachtet seiner Unvollständigkeit als das bei weitem wertvollste der hiesigen Pyknodontensammlung gelten darf

und eigentlich erst das volle Verständnis der andern Pyknodonten ermöglichte, soweit wenigstens der am schwersten zu deutende Teil des Körpers, der Kopf, in Frage kommt.

Aus dem verhältnismäßig leicht zu präparierenden Kalk kamen nach und nach nicht nur die Deckknochen der Schädelkapsel auf der rechten und linken Seite, sondern auch die Augenhöhle mit dem

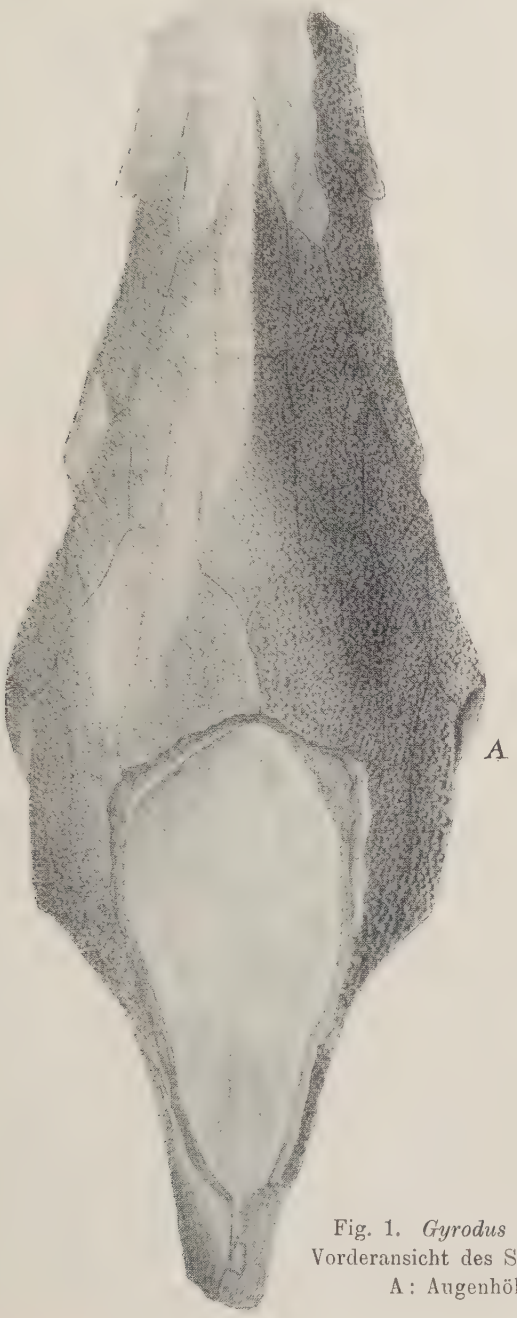

Fig. 1. *Gyrodus circularis.*
Vorderansicht des Schädeldachs.
A: Augenhöhle.

Fig. 2. Frontale. A: Augenhöhle, Nas: Nasale.

Sklerotikalring und die bisher ganz unbekannten Knochen der Wangenpartie fast völlig unversehrt und in denkbar bester Klarheit zum Vorschein: Alle Teile liegen ungestört in situ und bieten gewissermaßen modellartig den vollständigen Anblick eines Pyknodontenkopfes von seltener Größe (s. Taf. X).

Am auffälligsten ist die in einen scharfen Kamm ausgezogene Oberseite des Schädeldachs (siehe Vorderansicht in Fig. 1). In schroffstem Gegensatze zu ihr stand offenbar die leider vorn weggebrochene, in ihrem Profil durch den Gesamtumriß des Kopfes angedeutete, jedenfalls aber relativ breit und platt ausgebildete Nasenregion. Die Vermittlung zwischen diesen beiden Gegensätzen übernahmen die interessant gestalteten größten Knochen des Schädeldaches, die **Frontalia** (Fig. 2). Sie bilden zugleich eine Strecke weit die vordere obere Grenze der großen Augenhöhlen, die sie in Verbindung mit dem Pteroticum schützend überdecken. In der Mitte zwischen Auge und Medianlinie sind sie am stärksten entwickelt (größte meßbare Dicke: $^1/_2$ cm). Eine buckelartige Vorwölbung, der Stirnbuckel, gibt an dieser Stelle die Grenze zwischen Vorder- und Hinterhaupt an: hier biegt die bis dahin schräg nach vorn und unten gerichtete Schädeloberfläche in einem deutlich ausgeprägten Winkel senkrecht abwärts und hier ist der Ausgangspunkt verschiedener bemerkenswerter, radial nach hinten strahlender Linien.

Zunächst beginnt an dieser Stelle der Hauptschleimkanal des Körpers, der oberhalb des Auges etwas schräg nach hinten aufwärts gerichtet, dann mit einer Schwenkung gegen die gewöhnliche Übertrittsstelle an der Epiotikalecke (s. Jaekel) zur Wirbelsäule und an dieser als Seitenlinie bis zum Schwanz hinzieht; während der Stirnbuckel als Wasserverdränger vor dem Auge die Stelle größter Konvexität darstellt, verläuft der Schleimkanal hinter ihm in einer rinnenartigen Vertiefung, die das abströmende Wasser über dem Auge nach hinten leitet und eine ausgeprägte Konkavität der Hinterhauptsseite hervorruft. Der Schleimkanal macht sich an diesem Exemplar nur schwach kenntlich als linienförmige Lücke in der Körnelung der Knochenoberfläche.

Im Gegensatz dazu steht eine ausgezeichnete gerade Linie dicht hintereinanderstehender Körnchen, die bei *Gyrodus hexagonus* zuweilen noch deutlicher hervortritt. Auch sie beginnt am Stirnbuckel, wendet sich aber steiler aufwärts zum Parietale, in dessen hinterer Hälfte sie sich mit einer Schwenkung nach hinten verläuft, während ein schwächerer Nebenzweig die Kammlinie in rechtem Winkel überschreitet. Sie entspricht in ihrem Verlaufe auffällig einer Kante am Schädel von *Serranus*, der im Schädeldach sehr weitgehende, möglicherweise rein zufällige Ähnlichkeiten der Anordnung mit *Gyrodus* aufweist und anderen rezenten Teleostiern. Danach scheint sie durch gewisse Wachstumsrichtungen bedingt zu sein; eine Funktion ähnlich der der Schleimkanäle kann ihr jedenfalls nicht zugeschrieben werden.

Alle diese Beziehungen zu den umliegenden Teilen bewirken eine komplizierte Oberflächengestaltung der Frontalia. Die Stirnbuckel selbst als Beschützer der Augen nehmen eine dominierende zentrale Stellung im Knochen ein. In der Medianlinie stoßen die beiden Frontalia zusammen, nach vorn ist eine Abgrenzung leider nicht möglich, denn bei beiden Berliner Exemplaren ist der vorderste Teil fortgebrochen und die Münchener lassen überhaupt einzelne Knochen nicht unterscheiden. Jedenfalls treten die Frontalia vorn plötzlich auseinander und senden zwei lange Stiele abwärts, die erst unterhalb des vermuteten Ethmoideums wieder in der Mitte zusammentreten und somit diesen Knochen des Primordialcraniums allseitig umschließen. Inwieweit an diesen Stielen Nasalia oder etwaige paarige

Ethmoidea beteiligt sind, läßt sich bei dem Mangel irgend welcher Grenzen nicht feststellen. Der rechte Stiel ist vollständiger erhalten als der linke, doch ist die oberste Deckschicht abgesprungen, die auf dem linken wie alle Knochen der Schädelkapsel eine feine Körnelung aufweist. Die Oberflächen beider Stiele stehen annähernd parallel zueinander, d. h. in der Längsebene des Körpers. Gegen das Auge ist die Grenze des Frontale frei, nach hinten und oben stößt der Knochen in einer mit 2 Zacken vordringenden Linie an das Pteroticum, Parietale und Occipitale superius an.

Das **Occipitale superius** ist an unserem Exemplare ganz besonders schön erhalten. Es schiebt sich von hinten her trennend zwischen die Parietalia, die, wie schon Smith-Woodward bemerkte, dadurch aus der Medianlinie herausgedrängt werden. Da diese Kopfregion als schneidender Kiel zur Zerteilung des Wassers ausgebildet ist, mochte wohl ein unpaarer, einheitlicher Knochen besser am Platze sein als die Parietalia, deren gemeinsame Grenze kaum den gleichen wirksamen Widerstand hätte leisten können. An dem langen und schmalen Occipitale lassen sich deutlich zwei Teile unterscheiden: Die untere Hälfte knüpft noch an die breite Ausbildung der Stirn an, verjüngt sich indessen rückwärts schnell und nimmt so die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks an, dessen Basis sich zur Höhe etwa wie 2 : 3 verhält und dessen Schenkel in zwei Kanten der Frontalia eine Fortsetzung finden, um erst in dem Stirnbuckel zu endigen. Die Basis sendet eine kleine Spitze gegen die Grenze der Frontalia vor. Am spitzen oberen Ende des Dreiecks springt nun ziemlich unvermittelt ein scharfer, wenig nach außen gewölbter Kamm hervor. Der von den beiden Flanken gebildete Winkel beträgt nur ca. 45°. Die Grenze des Occipitale verläuft nur zum geringeren Teil an den Frontalia, oben an den Parietalia entlang. Der Zweiteilung des Knochens scheint in der seitlichen Grenze eine geringe Einbuchtung etwas oberhalb der Ursprungsstelle des Kammes zu entsprechen.

Dieser Umstand erweckte mir zuerst den Verdacht, als habe man es mit zwei übereinander gelegenen Knochen zu tun. Hierin wurde ich durch Smith-Woodward's Abbildung vom *Mesturus leedsi* noch bestärkt, in der das untere Dreieck als besonderer Knochen mit „median ethmoidal (median dermal, posterior ethmoidal) plate" bezeichnet ist. An einem losgelösten entsprechenden Knochenstück eines *Gyrodus hexagonus* (s. Abbildung Fig. 7) fand ich die seitliche Einbuchtung jedoch nicht und die anfänglich für eine Knochengrenze gehaltene Linie stellte sich als Bruchlinie heraus. Auch an unserem *Gyrodus titanius* ist nicht die leiseste Spur einer Knochengrenze zu erkennen, während doch alle anderen am ganzen übrigen Kopfe in geradezu vollendeter Weise sichtbar sind. Ich möchte daher auch bei *Mesturus leedsi* an einen Bruch des Occipitale glauben, um so eher als dort auch andere Teile des Schädeldachs offenbar geborsten sind. Es ist ja auch leicht einzusehen, daß der obere, scharf gekielte Teil bei einigem seitlichen Druck nach der Fossilisation von dem unteren, in einer fast senkrecht dazu liegenden Ebene gestellten dreieckigen Ende sich häufig abspalten mußte.

Bei unserem *Gyrodus circularis* befindet sich der Knochen in seiner ursprünglichen Lage, nur treten die seitlichen Ränder ein wenig aus dem Schädeldache heraus, das wohl nach dem Tode des Tieres etwas eingesunken sein mag. Auf der rechten Seite, auf der der Fisch im Gestein liegt, ist diese Unregelmäßigkeit etwas stärker. Auch ist auf dieser Seite einer der hintersten Schädelknochen losgelöst und hat sich in Bruchstücken über das Parietale gelegt.

Aber auch auf der linken Seite sind am Rande des Hinterkopfes gegen den Leib hin Störungen eingetreten, welche leider eine sichere Deutung der dortigen schwächeren Platten erschweren. Infolge-

dessen ist auch nicht leicht ein Urteil zu fällen über eine höchst auffällige **Lücke** oberhalb des Occipitale superius. Der Kamm des Occipitale läuft oben noch klar erkennbar in eine etwas abgerundete Spitze aus. Ein wenig unterhalb gehen zu beiden Seiten, ebenfalls deutlich, die Ränder der Parietalia ab und werden fortgesetzt durch die der Epiotica. Diese steigen jedoch wieder in S-förmiger Biegung aufwärts und erreichen mit der höchsten Spitze des Occipitale gleiche Höhe. Hieran schließt sich, allerdings nur auf der linken, besser erhaltenen Körperseite eine eigentümlich gestaltete Platte, deren Vorderrand noch höher steigt und sich der Medianlinie des Körpers nähert, ohne sie indessen zu erreichen. Weiter rückwärts sind nur aus dem Zusammenhang gerissene Bruchstücke von Knochen gelegen. Der Nackenrand steigt aber ersichtlich noch weiter ziemlich steil aufwärts, ehe er die größte Körperhöhe erreicht. Die Dornfortsätze, die noch weit über die Höhe der Occipitalecke hinausreichen, obwohl ihre obersten Enden weggebrochen sind, lassen keinen Zweifel darüber. Sehr wunderbar ist nun die Lücke, die zwischen Occipitale, Parietale und der dahinter gelegenen Platte von oben tief in beide Seiten des Schädeldaches hinabgreift. Der Gedanke liegt nahe, daß hier ein Knochen herausgefallen sei. Anderseits erweckt aber die Umgrenzung der Lücke durchaus nicht den Anschein, als wenn hier noch ein Knochen des Schädeldachs folgen sollte: Die Körnelung, die sich in ausgezeichneter Weise über das ganze Schädeldach verbreitet, läßt rings gegen die Lücke zu allmählich nach, die Knochen werden wesentlich dünner, und ein hier einzuschaltendes, zum eigentlichen Gefüge der Deckknochen gehöriges Stück könnte konsequenterweise nur eine schuppenartige, dünne Knochenlage gewesen sein. Eine solche Bedeckung dieser Nackenregion stände aber in zu großem Widerspruch mit der festeinheitlichen, soliden Ausbildung des Occipitale und mit ihrer eigenen Stellung in der Gegend stärksten Wasserdruckes. Die Annahme einer hier ausgespannten, elastischen Haut, die vielleicht irgend ein Organ zu schützen gehabt hätte, verbietet sich aus dem gleichen Grunde von selbst. Eine naturgemäßere Fortsetzung des spitz auslaufenden Occipitale wäre vielleicht ein in der Lücke scharnierartig beweglicher Kopfstachel, etwa ähnlich dem eines *Balistes*, doch dem widerspricht die Erfahrung an anderen Exemplaren von *Gyrodus circularis*. Das zweite Stück der Berliner Sammlung vermag in dieser Beziehung keine Klarheit zu verschaffen, denn eine sehr tiefe Einbeulung der umliegenden Knochenteile, wie von dem Stoß eines scharfkantigen Gegenstandes, hat gerade an der entscheidenden Stelle die Verhältnisse verwirrt. Die Münchener Exemplare lassen wenigstens soviel erkennen, daß von einer eigentlichen Lücke keine Rede sein kann und daß *Gyrodus circularis* keine bemerkenswerte Ausnahme von den übrigen Pyknodonten im Bau dieser Teile macht. An dem Original zu Agassiz's *Gyrodus rhomboidalis* kann man sogar eine seitlich etwa dreieckige Platte unterscheiden, die mit einer rückwärts gerichteten Spitze gewissermaßen die Form des Occipitale wiederholt und dem „Supratemporale" bei *Mesturus leedsi* entspricht. Die Frage wird jedoch erst bei *Gyrodus hexagonus* ihrer Lösung näher gebracht werden können.

Die **Parietalia** sind länglich fünfeckige Knochen, die sich beiderseits längs des Occipitale erstrecken, dieses aber an Länge nicht erreichen. Die vorderste Stelle des Knochens bildet eine ungefähr rechtwinklige, in die Frontalia vorspringende Ecke, die sich in ganz analoger Weise bei vielen Teleostiern wieder findet, z. B. bei dem wegen seiner auffallenden Ähnlichkeiten bereits genannten *Serranus*. Die breiteste Stelle findet sich zwischen der Grenze gegen das Occipitale und der mit Squamosum und Epioticum gebildeten Ecke, in etwas mehr als halber Höhe. Die oberste Grenze stößt an die erwähnte

Lücke und zieht sich dann in einem Bogen am Epioticum herab. Die Parietalia liegen an den Seitenwänden des Schädels, etwa parallel zueinander, doch mit einer geringen Neigung nach oben und vorn. Nebst Epioticum und den daran anschließenden, schon fast schuppenförmigen, nicht mehr gekörnten Platten sind sie die einzigen, nicht gewölbten Partien der Schädelbedeckung, vielmehr zeigen sie eine ebene Oberfläche. Wenig oberhalb der breitesten Stelle beginnt jene schon erwähnte gerade Linie in der Körnelung, die unterhalb des rechtwinkligen Vorsprungs in das Frontale eintritt und unverändert bis zum Stirnbuckel hinzieht.

Die **Pterotica** haben ebenfalls ausgeprägt fünfeckige Gestalt und senden wie die Parietalia eine Spitze nach vorn.

Diese Knochen des Schädeldachs werden bei Fischen häufig als Squamosa bezeichnet; Herr Professor Jaekel machte mich jedoch darauf aufmerksam, daß sie den Squamosa höherer Wirbeltiere nicht entsprechen. Ich habe daher vorgezogen, den Huxley'schen Namen für sie anzuwenden.

Die beiden längsten Seiten eines jeden Knochens laufen einander fast parallel nach vorn, die hintere Grenze bildet die ungefähre Fortsetzung der entsprechenden des Parietale, diejenige, welche die Orbitalhöhe begrenzt, bildet mit der des Frontale einen sanft geschwungenen Bogen und stellt den am weitesten nach außen vorragenden Teil der Schädelseite dar. Der Knochen ist an der Oberseite konkav gewölbt und legt sich von oben schützend über das Auge. Durch die Mitte der Knochen, etwa an der Stelle tiefster Einbuchtung, ziehen die von vorn herübertretenden Schleimkanäle nach hinten, doch sind die Kanäle an den beiden hiesigen Exemplaren wenig deutlich ausgebildet, scheinen vor allem auf den beiden Seiten nicht ganz symmetrisch zu verlaufen. Innerhalb der Pterotica läuft anscheinend unter dem Hauptkanal ein zweiter, noch schwächerer dicht über dem Augenrand.

Die **Epiotica** sind beiderseits in den unteren Enden zerstört. Sie unterscheiden sich von den bisher besprochenen Knochen wesentlich dadurch, daß ihre Längsachse nicht schräg vorwärts-abwärts, sondern senkrecht zur Körperachse gerichtet ist; sie sind zwei- bis dreimal so lang wie breit. Der S-förmig geschwungene, obere Rand wurde schon erwähnt, die unteren Grenzen sind nicht klar.

Von den hinter ihnen liegenden beiden schuppenartigen Platten nimmt nur die obere noch geringen Anteil an der Körnelung. Sie ist von länglicher Form, aber verhältnismäßig klein, hat eigentümlich gewundene Ränder und ist möglichenfalls aus mehreren kleinen Teilen zusammengesetzt. Andernfalls darf man sie vielleicht als **Posttemporale** im Sinne Zittel's ansprechen.

Die untere Platte wäre dann etwa als **Supraclavicula** zu deuten. Doch ist sie nur teilweise erhalten und sämtliche anderen Exemplare von *Gyrodus circularis*, die mir zu Gesicht gekommen sind, geben über diese Region noch weniger Auskunft. Die Platte ist gar nicht mehr gekörnt und sehr zart. An Länge übertrifft sie die vorher genannte.

Sämtliche angegebenen Knochengrenzen stehen mit vollkommener Gewißheit fest, es sind klare, sehr ruhige Linien. Das Schädeldach bildet eine in sich geschlossene Fläche, ähnlich dem der Placodermen oder Siluroiden, aber ohne alle Durchbrechungen. Die Körnelung ist durchaus deutlich und viel bestimmter als bei allen andern, mir bekannten Vertretern der Species. Die größten Körnchen finden sich oberhalb des Auges in der Nähe des Stirnbuckels.

Der Operkularapparat lag an unserem Exemplar frei, aber auch hier war eine sichere Deutung nicht eher möglich, als bis die angrenzenden Teile der Wangenpartie bloßgelegt waren. Nun

aber muß es als gewiß gelten, daß die Erklärung, die zuerst Thiollière (siehe Teil II, Kap. III, a) von den Kiemendeckeln gab, die richtige ist: Den Hauptanteil an der Kiemenbedeckung nimmt ein ungewöhnlich großes und breites Praeoperculum. Das nur etwa halb so große Operculum liegt ihm von hinten auf. Suboperculum und Interoperculum fehlen.

Die Zerstörung an der Austrittsstelle der Wirbelsäule aus dem Schädel, die bei den Pyknodonten die Regel ist und hier auch den ganzen Hinterrand des Schädels gegen den Rumpf betroffen hat, zieht ebenso die oberen Teile des Operkularapparates in Mitleidenschaft. Die Grenzen des **Operculums** sind nichts weniger als scharf. Doch zeigt sich in den allgemeinen Umrissen genau das gleiche Bild wie bei der kleinen *Gyrodus*-Art, nämlich ein langer, verhältnismäßig schmaler Streifen, der mit einer schwachen Krümmung unten spitz ausläuft. Das obere Ende erreicht etwa die Höhe der Wirbelsäule, der Hinterrand liegt auf dem Schultergütel. Die Oberfläche ist, soweit erhalten, in den oberen Teilen glatt oder fein punktiert, unten wird sie von einer zarten, welligen Riefelung durchzogen, die in der Mitte des Knochens gewisse Ähnlichkeit mit der gröberen Furchung der Rumpfschuppen hat und am Vorderrande in eine regelmäßige, parallele Streifung übergeht. Jedoch reicht sie nicht ganz bis zur vorderen Grenze, sondern es bleibt so viel von dem Knochen frei, als von dem Hinterrande des Operculums gelegentlich bedeckt wurde. Die Kiemendeckel waren also nicht fest miteinander verwachsen, sondern gegeneinander bis zu gewissem Grade beweglich.

Das sehr große **Praeoperculum,** dessen vorderer, fast gerader Rand eine Länge von mehr als 10 cm erreicht, hat eine größte Breite von 4,9 cm und eine mittlere Dicke von ca. 1 mm. Die Hinterränder der beiden Kiemendeckel bilden miteinander annähernd einen Kreisbogen, dessen Sehne der Vorderrand des Praeoperculums ist. Nach oben reicht das Praeoperculum nicht so weit wie das Operculum, doch ist die Grenze unscharf. Vielleicht geht der Knochen hier sogar eine völlige Verwachsung mit dem Hyomandibulare ein. Ein kurzer Stiel, der sich von der Außenfläche sichtlich über die obere Knochengrenze hinaus erstreckt, verschwindet ebenfalls schnell unter der Umklammerung des Hyomandibulare. Das untere Ende des Praeoperculums taucht unter die Schuppenbekleidung der Kehlregion. Die Oberfläche ist größtenteils glatt, nach den Rändern hin stellt sich eine Punktierung ein, die schließlich in die gleiche Riefelung übergeht wie beim Operculum. Nur an der Artikulationsstelle des Knochens, d. h. in der oberen Hälfte des Vorderrandes, zeigt sich entsprechend dem an der Innenseite anzunehmenden Muskelansatz außen eine rauhere Furchung und vereinzelter Körnchenbesatz. Eine schwache und nicht sehr hervortretende Reihe dieser Körnchen setzt sich von hier aus ziemlich parallel dem Vorderrande abwärts fort. Gerade diese Reihe scheint mir ein Beweis dafür zu sein — wenn anders es eines solchen noch bedarf — daß wir es hier mit dem Praeoperculum zu tun haben. Analoge Erscheinungen finden sich nicht selten bei Teleostiern an der gleichen Stelle, und nach den später darzulegenden Befunden an *Gyrodus hexagonus* ist anzunehmen, daß es sich hier um Rudimente eines Schleimkanals handelt. An zwei Stellen ist der Knochen weggebrochen und läßt die darunter liegenden Kiemenstrahlen klar erkennen. Auch das rechte Praeoperculum ist noch im Gestein erhalten. Der größte Abstand zwischen beiden beträgt nur 2 cm, doch hat man wohl mit einem erheblichen Zusammensinken des Körpers nach dem Tode zu rechnen.

Der Zungenbeinbogen kommt unter der Beschuppung der Kehlregion nirgends hervor, doch sieht man neben dem Unterrand des Praeoperculums deutlich zwei **radii branchiostegi,** die sich hinten unter dem Schultergürtel verlieren.

Nach oben wird das Praeoperculum, wie erwähnt, ohne sichtbare Grenze durch ein Knochenstück fortgesetzt, das ich nach seiner Lage für das **Hyomandibulare** halte. Die Längsachsen beider Knochen bilden einen stumpfen Winkel miteinander, nur die Hinterränder verlaufen in einer ununterbrochenen Graden. Die Ecke, die der Hinterrand des Hyomandibulare mit dem Oberrand bildet, springt zapfenförmig ein wenig nach hinten vor. Der Oberrand ist rúndlich und lag der unteren Grenze der Schädelkapsel, also dem Pteroticum, an, ist aber etwas abgesunken und teilweise von Schüppchen überdeckt. Der dem Auge nächstgelegene vordere Flügel schiebt sich unter den spitzen Fortsatz des Praeoperculums ein, den die Mitte des Knochens in Form eines Sattels überwölbt. Die Oberfläche des Hyomandibulare ist daher uneben, aber ohne Rauhheiten. Der größte Durchmesser des Knochens beträgt an unserem Exemplar 3,8 cm, die Durchschnittshöhe ca. 2,7 cm.

Das Hyomandibulare kam erst bei einer Präparation zum Vorschein, welche die ganze linke Wangenpartie umfaßte. Der Vorderrand des Praeoperculums ragt nämlich seitlich fast so weit aus dem Körper hervor, wie die obere Umrandung der Augenhöhle. Alle dazwischen gelegenen Teile waren von einer bis zu $2^1/_2$ cm hohen, dichten Kalkmasse bedeckt, welche sich zwischen den inneren Kopfknochen und der Schuppenbedeckung der Wangenregion festgesetzt hatte. Da die Schuppen an sich wenig bedeutungsvoll erschienen, außerdem nur bruchstückweise erhalten und durcheinander geworfen waren, so konnten sie unbedenklich geopfert werden, um eine Partie des Pyknodonten-Schädels klarzustellen, über der bisher fast völlige Dunkelheit lag. Hier hat sich nun das Gestein in so ausgezeichneter Weise von den Knochen gelöst, und diese sind so groß und so schön erhalten, daß sie fast ohne Beschädigung auch in den feineren Einzelheiten freigelegt werden konnten. Um den Augenring in situ zu erhalten, wurde auf das Aufsuchen der oberen Grenzen der Wangenteile verzichtet, obwohl sie ohne Zweifel im Gestein noch geborgen sind. Auch ein Versuch auf der rechten Seite des Tieres mußte aufgegeben werden, um nicht die Existenz der Stücke zu gefährden. Übrigens ergibt sich die noch zu ergänzende Höhe der betreffenden Wangenknochen aus den Strukturlinien der offen liegenden Teile, und von größerer Bedeutung sind wohl nur die Nähte zwischen ihnen.

Von unten her sendet dem Hyomandibulare das **Metapterygoideum** einen Flügel entgegen, doch bleibt an dieser Stelle ein Zwischenraum von 7 mm. Das kompliziert gebaute Metapterygoideum besteht im ganzen aus einem langen scharfkantigen Stiel und einer unten daran sich ausbreitenden, fächerförmigen Erweiterung, die sich an den Vorderrand des Praeoperculum anlegt. Auch seine Oberfläche ist glatt, aber mehrfach gewellt. Das obere, stielartige Ende schließt sich an den kurzen Vorsprung an, den die Basis der Schädeldecke hinter dem Auge nach unten sendet, und der wohl auch dem Hyomandibulare zur Auflage diente. In Rücksicht auf die Erhaltung des Augenringes ist der Stiel nur auf seiner rückwärts gelegenen Kante bloßgelegt. Ungewöhnlich scheint mir, daß er auf der Außenseite des unteren breiten Endes entspringt, bei den meisten von mir beobachteten Skeletten lebender Fische setzt er auf der Innenseite des Flügels an. Nur bei *Anarrhichas lupus* fand ich die gleiche Ausnahme, und das mag in einer höchst bemerkenswerten Konvergenz zwischen diesem Raubfisch und den Pyknodonten begründet sein. Auffallend ist bereits die Ähnlichkeit im Gebiß, nämlich die Be-

setzung der Unterkieferäste, des Vomers und der Palatina mit reihenförmig angeordneten Mahlzähnen und das Auftreten gewaltiger Greifzähne im vorderen Mundteile, die wohl zum Losreißen festgewachsener Schaltiere vom Meeresgrunde dienten. Die Funktion des Zermalmens von Schalen und Krustazeenpanzern verlangt aber eine feste Stütze auf der Rückseite des Gaumens. Diese wird bei *Anarrhichas* dadurch herbeigeführt, daß die sehr vergrößerten Metapterygoidea in der Medianebene des Kopfes zusammenrücken, oben sich an die Basis der Gehirnkapsel lehnen und unten den Vomer beiderseits fest umklammern. Ganz analoge, durchaus nicht homologe Verhältnisse finden sich nun bei *Gyrodus circularis*. Die Metapterygoidea zwar sind von der Beteiligung an der Gaumenstütze ausgeschlossen, indessen sind auch sie schon nahe genug aneinander gerückt, um die Verlegung des Stieles auf die Außenseite begreiflich erscheinen zu lassen.

Ihre Stelle nehmen hier die **Entopterygoidea** ein, die infolgedessen ebenfalls eine extreme Vergrößerung erfahren haben. Auch sie legen sich mit den Innenseiten fest aneinander, verschmelzen zu einem Stück und bilden mit dem Mesethmoid, dem Vomer und den Palatina eine einheitliche solide Wand im Innern des Schädels, die hinten durch eine kontinuierliche Naht mit den Metapterygoidea und Quadrata und durch diese mit den Praeopercula fest verbunden ist. Wie das Münchner Original zu Agassiz's *Gyrodus circularis* (s. Abbildung bei Wagner) beweist, fehlt am oberen Rande die Anlehnung an die Schädelbasis, aber der feste Rückhalt des Kauapparats ist in der beschriebenen Weise mit mindestens dem gleichen Erfolge bewerkstelligt wie bei *Anarrhichas*. Die Heranziehung der sonst so zarten Wangenteile zu einer ihnen sonst ganz fremden Funktion ist auch die einzige Erklärung für ihre starke Ausbildung.

Die Druckrichtung, welche auf das Entopterygoideum einwirkte, gibt sich in seiner Struktur kund: Von der oberen, hinteren Ecke strahlen verhältnismäßig stark heraustretende, sehr gerade Streifen nach vorn und unten aus. Obwohl diese Ecke selbst, wie der ganze obere Rand unter dem Auge verborgen ist, gibt sich doch auf diese Weise die Höhe des Knochens deutlich zu erkennen. Der Hinterrand ist etwas aufgewölbt, um den Zusammenhang mit den schnell von der Medianlinie auseinandertretenden Metapterygoidea zu gewinnen. Die Grenze gegen die Quadrata, die mit den Vorderrändern aneinanderzustoßen und somit noch an der Medianwand teilzunehmen scheinen, ist die einzig freiliegende, denn vorn stechen die Entopterygoidea keilförmig in das Ethmoideum ein, welches zu ihrer Aufnahme am Hinterrand eine Rinne trägt. Da, wo zu beiden Seiten noch das Quadratum herantritt, geht der bereits erwähnte Bruch horizontal durch den Kopf. Indem er gerade hier die Knochen im Querschnitt zeigt, erweist er sich als recht nützlich. Ausfüllungen mit Kalkspat beweisen, daß im Innern einige Stellen noch in knorpeligem Zustande waren. Grenzen sind daher fast gar nicht zu erkennen. Die Verschmelzung der Substanzen war offenbar eine sehr innige. Es scheint, daß hier auch die Quadrata mit den vereinigten Vorderrändern in das Mesethmoideum hineinragen und die Entopterygoidea nach unten hin vertreten. Doch zeigen andere Pyknodonten, so das erwähnte Original des *Gyrodus circularis* in München, daß das nur in einem kleinen Teil der Fall sein kann, da der breite Vomer mit den ihm seitlich verwachsenen Palatina die innere Wand des Gesichtsteiles quer abschneidet. Wie weit Ethmoideum und Vomer einander entgegenkommen und ob das Entopterygoideum an die Oberseite des Vomer grenzt, vermag ich nicht zu beurteilen. Ein Stück weit oberhalb und unterhalb der Bruchlinie ist es gelungen, die beteiligten Knochen auch auf der rechten Seite freizulegen, so daß über das von der Ver-

schmelzung der Teile Gesagte kein Zweifel herrschen kann; das Bild ist hier jedoch dadurch ein wenig verschieden, daß infolge des einseitigen Drucks nach dem Tode des Tieres das rechte Quadratum herausgefallen ist und an der Verbindungsstelle seines Vorderrandes ein kleines Stück des Ethmoideums mitgerissen hat.

Dadurch wird das Entopterygoideum ein wenig sichtbar, doch erlaubt seine geringe Dicke nicht, die Gesteinsunterlage auf größere Entfernung hin fort zu präparieren.

Ektopterygoidea sind nicht ausgebildet oder völlig in einem der angrenzenden Teile aufgegangen.

Das **Mesethmoideum** ist ein ungewöhnlich großer Knochen und besonders im hinteren Teile durch die Umklammerung des Entopterygoideum von ansehnlicher Stärke. Es erstreckt sich parallel zum Nasenrande, also vertikal zur Körperachse. Die Höhe dürfte auf 9—10 cm zu schätzen sein, die größte Breite beträgt $3^1/_2$ cm, die Durchschnittsdicke an der Bruchstelle 7 mm. Zwischen den Nasalia gibt sein Vorderrand die Mittellinie an. Dort hat wohl ein Ethmoideum als Deckknochen aufgelegen, das aber mit den benachbarten Schädelknocken nur in loser Verbindung stand und daher bei beiden Berliner Exemplaren fehlt; die Münchener lassen nichts hierüber erkennen.

Das **Quadratum** ist durch den Bruch halbiert. Die Innenfläche, soweit freigelegt, ist glatt, die äußere zeigt vom Mundwinkel ausstrahlende Streifen. In das Entopterygoideum und in das Praeoperculum geht der Knochen, nur durch eine Naht getrennt, unmittelbar über, das Metapterygoideum dagegen springt, vielleicht durch nachträgliche Störung, ein wenig aus der Umgebung heraus, so daß hier die Grenze sehr schroff hervortritt. Unterhalb der Bruchlinie sind die Grenzen gegen Vomer und Palatina einerseits, Artikulare andererseits nicht genau festzustellen, da infolge der Unebenheiten der Oberfläche der Knochen bei der Fossilisation teilweise zerdrückt wurde und obendrein mit Schuppen bedeckt ist.

Die **Palatina** sind mit dem **Vomer,** wie schon seit langer Zeit bekannt, seitlich verwachsen, um die Zahnreihen des Oberkiefers mit ihm gemeinsam zu tragen. Die große Breite des Gebisses steht jedoch in krassem Widerspruch mit der seitlichen Kompression des ganzen Körpers, daher sind seine Bestandteile zur Erhaltung in situ höchst ungeeignet. Auch in unserem Falle sind die Kiefer seitlich herausgeschoben und zerdrückt. Sichtbar ist jedoch die gegen das Ethmoideum schiefe Stellung. Die Längsachsen der beiden Knochen bilden einen Winkel von ziemlich genau 60°, da das Maul etwas schräg nach unten geneigt ist.

Die **Maxilla** ist an den hiesigen Exemplaren nur in einem Bruchstück erhalten, sie hatte keinen festen Zusammenhang mit anderen Teilen. Das Original des *Gyrodus circularis* hat bisher von allen Pyknodonten die beste Aufklärung über dieses Stück verschafft. Durch einen günstigen Zufall sind hier beide Maxillen unweit ihrer natürlichen Stelle am Kopf erhalten und zwar zeigt die rechte die Innen-, die linke die Außenseite. Wir sehen dünne, blattförmige Platten mit einem kurzen Stiel. Eine kurze Furche zwischen Palatinum und Praemaxille und die Lage der Maxille deutet an, daß der Stiel hier eingeschaltet war. Die Platte bedeckte am lebenden Tier die Teile oberhalb des Mundes und lag mit dem graden Längsrand dem Stiel der Praemaxille und dem Nasale an. Dasselbe geht auch aus einem unbezeichneten erhabenen Kopfe von *Gyrodus hexagonus* der Münchener Sammlung aufs Klarste hervor.

Die **Praemaxillen** sind an unserem Exemplar recht gut erkennbar. Auch sie sind um 90° aus ihrer Lage herausgedreht, doch gereicht diese Stellung der Beobachtung nur zum Vorteil. Die stielartigen Fortsätze reichen, wenn nicht das obere Ende etwas abgebrochen sein sollte, verhältnismäßig nicht weit hinauf. Die Länge des ganzen Knochens bis zur Zahnspitze beträgt nur 5 cm. Im oberen Verlaufe sind beide Praemaxillen durch eine Symphyse zu einem Stück vereinigt, standen aber beim lebenden Tiere in einem stumpfen Winkel gegeneinander. Wenigstens geht das aus der dachförmigen Fläche hervor, die ihnen offenbar zur Unterlage diente und die durch eine Verbreiterung des Vorderrandes, des Mesethmoideums, gebildet wird. Die unteren Enden treten auseinander, wachsen zugleich mächtig an und tragen je 2 Schneidezähne, deren Größe und kräftiger Bau bei anderen Fischen kaum ihres Gleichen haben. Auf der langen Zahnwurzel von hellerer Farbe sitzt eine stumpf-konische Schmelzkappe.

Ebenso sind die entgegenstehenden Schneidezähne des Vorkiefers oder **Dentale** beschaffen; doch trägt hier jedes Knochenstück 4 Zähne. Einer von ihnen ist an der Spitze längs gespalten und gewährt einen Einblick in den inneren Bau. Eine Ergänzung bietet das Eichstädter Exemplar, bei dem zwei obere Schneidezähne die gleiche Erscheinung an der Wurzel zeigen. Die zylindrische Pulpa reicht danach bis in die Hälfte der Schmelzkappe hinein, wo sie oben abgerundet ist. Das linke Dentale liegt in situ und zeigt vorn dreieckige Gestalt. Rückwärts sendet es einen unteren schmalen, aber langen und einen etwas breiteren, kürzeren, aber ebenfalls spitz zulaufenden Fortsatz in den Unterkiefer, in den es somit fest eingefügt ist. Ich kann mich demnach der Annahme Heckel's nicht anschließen, daß ein „eigentümlicher Vorkiefer" beweglich in einer Furche auf der Unterseite des Kiefers eingelenkt sei. Es würde auch dem ungemein festen Gefüge des Gebisses und der Funktion der Schneidezähne durchaus widersprechen, wenn dieser Knochen beim Zubeißen zurückwiche. Ich möchte es aus dem gleichen Grunde auch für die Praemaxillen nicht annehmen. Die Ausbildung des Unterkiefers bietet also bei *Gyrodus* in dieser Beziehung nichts Ungewöhnliches. Das rechte Dentale ist nach hinten verschoben und mit Ausnahme des vorderen starken Endes vom Unterkiefer verdeckt.

Zwischen die Ausläufer des Dentale ist von hinten das sehr große **Angulare** eingekeilt. Die äußeren Knochenlagen aller Unterkieferknochen sind indessen teils zerstört, teils unter Schuppen verborgen, die Grenzen daher unscharf.

Die in Reihen stehenden Mahlzähne werden vom **Spleniale** (nach Zittel Operculare) getragen, das somit fast bis an die vordere Schnauzenspitze reicht. Nur 4 Zähne der äußersten Reihe sind sichtbar. Außerdem liegen einige große, unabgekaute Zähne der hinteren Region regellos über und unter dem Unterkiefer. Einer von ihnen zeigt in selten schöner Weise die Zahnskulptur, die für *Gyrodus* so charakteristisch ist. Er ist oval, trägt in der Mitte eine kurze Reihe kleiner Warzen, dann folgt ein Kranz von länglichen, radial gestellten Höckern und am Außenrande noch 2—3 weniger regelmäßige Kreise kleiner Erhebungen. Ein gleicher Zahn findet sich auch an dem Eichstädter Exemplar, dessen Zahnreihen besser sichtbar sind. Die beiden Unterkieferäste sind hier getrennt und der rechte um einige Zentimeter nach unten verlagert worden. Der linke zeigt 4 starke, abgekaute Zahnreihen, deren dritte und vierte sich allerdings im Hintergrunde des Maules vereinigen. Die Zähne sind verhältnismäßig klein und durchaus glatt. Der erwähnte unabgekaute ist aus dem Kiefer gerissen und liegt isoliert. Am

rechten Kieferast und am Gaumen sind nicht alle Reihen sichtbar, die Zähne weisen den gleichen Habitus auf, wie die linken.

Der aufsteigende Ast des Unterkiefers, seine Verbindung mit dem Quadratum und vielleicht mit dem Praeoperculum sind, wie oben bereits gesagt wurde, nicht klar. Doch muß die Länge des ganzen Unterkiefers 8—9 cm, die Höhe des aufsteigenden Astes mindestens $3^1/_2$ cm betragen, also ein gewaltiger Kauapparat! Die Länge der Zahnreihen schätze ich auf 4 cm.

Die Zweiteilung des **Sclerotical-Ringes,** die an dem Nusplinger Exemplar beschrieben wurde, kann ich bestätigen. Und zwar liegen die Grenzen der beiden Teile nicht vor und hinter, sondern unter und über dem Auge. Der Knochen ist so zart, daß sich der größte Teil mit dem Gestein ablöste und zersplitterte, doch ist der untere Teil in einem kleinen Knochenrest erhalten. Die Oberfläche ist glatt, die Breite beträgt an der schmalsten Stelle des Ringes 3, an der stärksten 8 mm. (Bei dem Eichstädter Exemplar liegt die eine Hälfte des Ringes außerhalb des Tieres lose im Gestein, die andere fehlt). Der Ring hat einen Durchmesser von 2,4 mm. Er fällt nicht mit der Umrandung der Orbitalhöhle durch Frontale und Pteroticum zusammen, sondern liegt ein wenig unterhalb. Immerhin beträgt seine Entfernung vom inneren Mundwinkel 7 cm. Diese hohe Lage des Auges mag beim Absuchen des Meeresbodens nach Beute gegen Beschädigung einigen Schutz gewährt haben. Sie erklärt wohl auch, daß das Pteroticum hier ausnahmsweise einmal beträchtlichen Anteil an der Begrenzung der Augenhöhle gewinnt.

Vor dem Auge grenzt an die Innenseite des Frontale ein Knochen, der vielleicht als **Lacrymale** (Praefrontale) zu deuten ist. Da er aber an der Außenseite des Schädeldachs nicht beteiligt ist, könnte man in ihm auch ein **Ethmoideum laterale** sehen. Er ist klein und dünn, am unteren Ende etwas ausgebreitet.

Der massive, stielartige Knochen, dem das Squamosum aufliegt und der die Postorbital-Ecke bildet, ist möglichenfalls das **Opisthoticum** oder das Postfrontale (Huxley). Er verjüngt sich rasch nach unten, und der Stiel des Metapterygoideums tritt an seine Stelle.

Innerhalb der Augenhöhle unter dem Sklerotikalring liegt noch ein Knochen, von dem nicht zu sagen ist, ob er sich in primärer Lagerung befindet. Vielleicht hat man es hier mit einem Flügel der Schädelbasis zu tun. Da diese aber nicht freigelegt werden kann, muß die Entscheidung darüber noch ausstehen. Außerdem finden sich noch manche kleine unbestimmbare Bruchstücke hier, denen wohl keine Bedeutung beizumessen ist. Rechts und oben am Rande sind indessen zusammenhängende Teile eines **Orbitalringes** erhalten, die aus schmalen, S-förmig begrenzten Schüppchen bestehen. Auch sie sind entschieden verlagert, doch ziehen sie sicher über den Skleroticalring hinweg. Von der Außenseite des Tieres scheinen diese Teile deshalb nicht zu stammen, weil die Gesteinsschicht, welche sie bedeckte, ebenfalls einige Schuppenreste trug.

Einigermaßen klar wird das **Schuppenkleid** des Kopfes erst an der Kehle unterhalb des Praeoperculums. Die Schuppen haben hier eine durchschnittliche Höhe von 6 mm, sind mit wenigen, verhältnismäßig stark hervortretenden Körnchen auf der Oberfläche verziert und decken einander mit ihren gebogenen Hinterrändern in der Weise, daß kleine Rhomben oder wenigstens Parallelogramme gebildet werden, deren Seiten zweifach unter spitzem Winkel sich kreuzende Reihen entstehen lassen.

Ausgezeichnet sind aber die Schuppenreihen erhalten, die den vorderen Rumpf von oben nach unten in einem schwachen nach dem Munde zu offenen Bogen überziehen. Die Anzahl der Schuppen

innerhalb einer Reihe kann nicht angegeben werden, weil sie überhaupt nur unterhalb der Wirbelsäule erhalten und an der Unterseite des Tieres versprengt sind. Ich schätze die Zahl unter der Wirbelsäule auf 10. Auch die Zahl der Reihen selbst vermag ich nicht genau anzugeben, da an dem Solnhofener Exemplar das ganze Mittelstück des Körpers fehlt. Das Eichstädter Stück läßt etwa 25 Reihen erkennen, doch fehlen ihm diejenigen des Schwanzstieles. Nach dem erhaltenen Teil des Hinterkörpers bei dem Solnhofener Exemplar darf man diese Zahl auf etwa 30—32 ergänzen. Wir haben es am Vorderrumpf mit bis zu 3 cm hohen und mehr als $1^1/_2$ cm breiten Schuppen zu tun, die an sich Parallelogramm-Gestalt oder rechteckige Form besitzen. Am Brustrande, wo die Reihen zerstört sind, zeigen einige aus dem Verbande losgelöste Schuppen aufs beste den vollen Umriß und die ganze Oberfläche. Ich kann danach die Abbildung Zittels (87/90, Teil III, S. 242) durch nebenstehende Zeichnung vervollständigen (Fig. 3). Den Hauptteil der Schuppe bildet ein breiter, auf der Außenseite mit maschig angeordneten Runzeln gezierter Flügel, der vom Hinterrande nach vorn an Stärke zunimmt und schließlich in einen sehr starken Vorderrand übergeht. Der Vorderrand ist oben und unten in weitausgreifende Zapfen ausgezogen und stellt durch sie die feste Verbindung mit den benachbarten Schuppen der gleichen Reihe her. Und zwar legt sich der untere Zapfen auf und vor den oberen der nächstfolgenden Schuppe, die längeren oberen Zapfen werden von dem Flügel der oberen Schuppe überdeckt. Auf der Innenseite des unteren Fortsatzes muß sich also eine entsprechende Aushöhlung befinden, damit die Teile einer Reihe so eng aneinanderschließen können, wie es in ungestörter Lagerung der Fall ist. Das geht auch aus einer losgelösten Schuppe der rechten Körperseite unzweifelhaft hervor. Alle übrigen Ränder sind so zart, daß man innerhalb ungestörter Reihen nur schwer entscheiden könnte, ob auch die Flügel der Schuppen einander überdecken und ob normalerweise der Unterrand auf dem Oberrand der folgenden liegt, wenn nicht die Skulptur deutliche Fingerzeige gäbe. Denn nur die Teile sind auf der Oberfläche verziert, welche frei von Bedeckung sind. Da aber nur am Oberrande des Flügels und auf der Vorderseite des Zapfens eine glatte Oberfläche auftritt, so ergibt sich, daß die Unterränder und Hinterränder sich auf die Nachbarschuppen legten und innerhalb der nicht skulpturierten Zonen gegen diese verschiebbar waren. Die Beweglichkeit ist, nach der Breite der Zonen zu urteilen, nicht eben groß gewesen. Die stärkere oder geringere Ausbildung der Skulptur hängt mit der Dicke des Schuppenflügels eng zusammen. Nach dem Hinter- und Unterrande zu lösen sich die unregelmäßigen Furchenzüge in feine, den Rändern parallele Streifen auf. Ein Schnitt durch eine einzelne Schuppe von vorn nach hinten ergibt folgendes mikroskopische Bild (vergl. auch Williamson 1849, S. 447 und Abbildung, Taf. XLI, 9):

Fig. 3. Rumpfschuppen von *Gyrodus circularis*.

Der Flügel der Schuppe besteht aus 2 deutlich unterscheidbaren Teilen, einem unteren, deutlich geschichteten und einem helleren, oberen, homogenen, an welchem

sich die Skulptur der Außenseite in kleinen, buckelartigen Erhebungen kenntlich macht. Im unteren Teile lassen sich außer einigen breiteren Lagen kleinere Teilschichten unterscheiden, nach Williamson's Terminologie laminae und lamellae.

Sämtliche Teile der Schuppe sind außerordentlich reich mit Knochenkörperchen erfüllt, welche in ihrer Längserstreckung sich den jeweiligen Strukturverhältnissen aufs engste anschließen. In der ganzen unteren und teilweise noch in der oberen Hälfte liegen sie horizontal, also parallel den Schichtgrenzen, nur innerhalb der gewellten Oberfläche folgen sie genau den Rändern der Buckel.

Interessant ist nun vor allem das Bild des Querschnitts durch den scharf abgesetzten Vorderrand (Fig. 4). Die Unterseite der Schuppen wölbt sich hier plötzlich ein wenig nach unten

Fig. 4. Querschnitt durch Rumpfschuppe.

vor und geht vorn in einem ziemlich spitzen, wenn auch durch Abrundung gemilderten Winkel in die verhältnismäßig steil ansteigende Oberfläche über. Alle Schichten machen nacheinander diese Beugungen mit und umschlingen so ein gemeinsames Zentrum. Die Umbiegungsstellen stehen in zwei geraden Linien, die von diesem Zentrum ausstrahlen. Gleichzeitig verbreitern sich die Schichten und werden erst nach der zweiten Umbiegung wieder schmäler. Sie reichen dann noch bis zur höchsten Erhebung des Vorderrandes hinauf und lösen sich hier plötzlich unmittelbar in die helle obere Lage der Schuppe auf. Diese Übergangsstelle gibt genau die Grenze zwischen dem von der Vorderschuppe noch überdeckten und dem freiliegenden Teil der Schuppe an. Ein Schmelzbelag fehlt vollständig.

Haversi'sche Kanäle vermag ich nicht mit Sicherheit nachzuweisen, ebensowenig die „tubes", welche nach Williamson von der Grenze der beiden Schuppenlagen nach oben und unten in diese hineinragen sollen. Die Möglichkeit einer Verwechslung mit Sprüngen und Spaltrissen im Dünnschliff liegt in beiden Fällen sehr nahe, denn das Material ist außerordentlich spröde und bietet beim Herstellen mikroskopischer Präparate große Schwierigkeiten.

Das Kaudalstück des Solnhofer Exemplars bietet trotz der Risse, von denen es durchsetzt ist, noch manche interessante Einzelheit in ausgezeichnetem Zustande. Es enthält, außer vereinzelten zerstreuten Schuppen, im Zusammenhang, wenn auch hier und dort beschädigt, die letzten oberen Bögen, die

Schwanzflosse und die vordersten, langausgezogenen Strahlen der Rückenflosse. Die **Schwanzflosse** ist sehr stark und tief gegabelt: Die Strahlen des oberen Lappens besitzen eine größte Länge bis zu 17, die des unteren gar bis zu 26 cm. Da aber an der Basis des oberen der letzte Teil der aufgebogenen Wirbelsäule beteiligt ist, sind die beiden Hälften der Kaudalen äußerlich symmetrisch. Ihre äußersten Spitzen stehen in einem Abstande von nicht weniger als 35 cm. Wenn daher auch die Strahlen des verbindenden Mittelteils nur 3 cm lang werden, so nimmt doch die Flosse insgesamt einen recht beträchtlichen Raum ein. Die Duchschnittsbreite der Lappen beträgt 5 cm. Besonders bemerkenswert ist, daß unten wie oben die ersten Strahlen ungegliedert sind. An den nächstfolgenden stellen sich in der Mitte einige Teilungs-Einschnitte ein, während die beiden Enden noch aus langen, ungegliederten Stücken bestehen. Aber schon etwa der zehnte Strahl ist vollständig gegliedert; die Anzahl der Teile beträgt ca. 35. Gleichzeitig tritt nach hinten zu eine Spaltung der Strahlen auf, die 8—12 Teilstrahlen entstehen läßt. Da die ersten ungespaltenen und ungegliederten nicht die volle Länge des Lappens erreichen, immerhin aber jeder folgende den vorangehenden übertrifft, so erinnern sie ein wenig an Fulkrenbesatz, unterscheiden sich jedoch von solchen darin, daß sie sämtlich mit der Basis den Apophysen ansitzen. Jedenfalls bilden sie unter allen bisher beobachteten Pyknodonten eine wichtige Ausnahme.

Auch an der **Rückenflosse** treten sie auf. Die Dorsale aller Pyknodonten besteht aus einem langen Saum, der bis ans Schwanzende sich hinzieht, und es liegt kein Grund vor, hier etwas Gegenteiliges anzunehmen, wenn auch an beiden hiesigen Exemplaren nur die ersten Strahlen erhalten sind. Bei dem Solnhofener Stück erreichen sie eine Länge von 19 cm, bei dem Eichstädter sogar 22 cm, und zwar sind die mittelsten von ihnen die längsten. Der Lappen des Eichstädter Exemplars wird von nur 12 Flossenstrahlen gebildet, ist aber 4,5 cm breit, da auch hier die hinteren Strahlen sich außerordentlich stark verzweigen. Diese Dorsallappen machen daher genau den gleichen Eindruck wie die kaudalen, denen sie auch genau parallel stehen. Die obersten Spitzen der Rücken- und Schwanzflosse stehen bei dem Solnhofener Exemplar 32 cm voneinander entfernt. Die **Afterflosse** ist nicht erhalten.

Bauchflossen kann ich nicht beobachten; die linke **Brustflosse** ist am Solnhofener Exemplar schwach angedeutet. Es lassen sich ungefähr 11 Flossenstrahlen erkennen, die über 4 cm Länge erreichen. Die Basis der Flosse ist von dem horizontalen Bruch durchsetzt, liegt also in der Höhe des inneren Mundwinkels.

Ihre Ansatzstelle auf der **Clavicula** ist ebenfalls nicht erhalten, da der ganze Schultergürtel sich leider in höchst mangelhaftem Zustande befindet, soweit er überhaupt an die Außenseite des Tieres tritt. Die Clavicula ist wenigstens im distalen Teile in den Umrissen als Abdruck erkennbar. Sie muß ein außerordentlich starker Knochen gewesen sein, der unten einen 5 cm und ca. 9 cm hohen, löffelförmigen Fortsatz bildete, im oberen Verlaufe als ca. 11 cm hoher Stiel bis in die Höhe des Auges reichte und teilweise vom Operculum überdeckt wurde.

Das **Scapulare** fehlt ganz oder ist unter dem Operculum völlig verborgen, das ja auch des öfteren mit ihm verwechselt worden ist.

Der Verlauf der **Wirbelsäule** läßt sich, obwohl sie von den Schuppen verdeckt wird, leidlich verfolgen, da die oberen und unteren Bögen als Unebenheiten im Schuppenkleide sich abgedrückt haben. Die Seitenlinie, welche in der Mitte über sie hinläuft, ist vom Bauchrande ca. 25, von der nicht erhal-

tenen Rückenkante schätzungsweise 12 cm entfernt; die mehrfach beobachtete Tatsache, daß die Wirbelsäule bei *Gyrodus* in $^2/_3$ Höhe des Körpers hinziehe, findet sich also bestätigt. Über die Bögen, Rippen und Dornfortsätze vermag ich bei keinem mir zu Gesicht gekommenen *Gyrodus circularis* genauere Angaben zu machen. Nur die letzten **Dornfortsätze** vor der Schwanzflosse zeigen bei dem hiesigen Solnhofer Stücke wichtige Einzelheiten (s. Taf. XII, 2). Am Hinter- wie am Vorderrande tragen sie Lamellen, die bis zu den benachbarten Stücken reichen und von auffallend kräftigen Stützleisten durchzogen werden. Die Leisten entspringen an derselben Stelle, wie der eigentliche Dornfortsatz, von dem sie sich nur durch geringere Länge unterscheiden. Ihre Zahl ist anscheinend variabel, überschreitet aber 5 nicht. Die eigentliche Lamelle erscheint zwischen ihnen wie die Schwimmhaut zwischen den Zehen eines Wasserbewohners. Die in diesem Maße ungewöhnliche Erscheinung deutet wohl auf sehr kräftige Schwanzmuskulatur hin.

Gyrodus hexagonus, Blainv. sp.

(= *Microdon hexagonus*, Ag.)

Taf. XI.

Diese Art, schon früher von Blainville als *Stromateus* beschrieben, war von Agassiz ursprünglich innerhalb der Gattung *Microdon* errichtet worden, aber Egerton (1849) und Wagner (1851) vollzogen unabhängig voneinander und aus verschiedenen Gründen die Einordnung in das Genus *Gyrodus*. Die Form ist in den lithographischen Schiefern Bayerns ziemlich häufig, während sie, wie Thiollière bemerkt, in den gleichaltrigen Ablagerungen des Bugey erheblich zurücktritt. Das Berliner Museum besitzt nicht weniger als 29 Exemplare. Das Verzeichnis auf S. 207 enthält eine kurze Charakterisierung der einzelnen Stücke. Ich glaubte dieser Form der tabellarischen Übersicht den Vorzug geben zu sollen vor einer eingehenden Beschreibung jeder einzelnen Platte, die nicht ohne vielfache Wiederholung möglich gewesen wäre, und beschränke mich im folgenden auf den Versuch einer möglichst vollständigen Rekonstruktion des Typus. Der größeren Klarheit halber wurde in der Zeichnung der äußere Anblick des Tieres in seinem Schuppenkleid und das Skelett gesondert dargestellt.

Wenngleich im allgemeinen der Eindruck der ovalen Körperform überwiegt, erscheint doch bei näherem Zusehen die Bezeichnung *hexagonus* recht treffend; denn die größte Körperhöhe bleibt eine Strecke weit gleich und die einander ungefähr parallel laufenden Teile der Rücken- und Bauchkante stellen in Verbindung mit den durch Stirnrand und Kehle einerseits und Rücken- und Afterflosse anderseits gebildeten Winkeln schematisch ein Sechseck dar. Die durchschnittlichen Größenverhältnisse sind an den mir vorliegenden Stücken:

Länge (Schnauzenspitze bis Corda-Ende)	9–14 cm	Durchschnittsverhältnis ca. 2 : 3
Höhe (längster Schuppenreifen)	6–10 cm	
Länge des Kopfes (Schnauzenspitze bis Anfang der Wirbelsäule)	3–5,2 cm	Durchschnittsverhältnis ca. 1 : 2
Länge des Rumpfes (Wirbelsäule)	7—9,5 cm	

Die Achse des Rumpfes steht zu der des Rumpfes in einem ziemlich konstanten Winkel von 135°. Die Wirbelsäule verläuft in $^2/_3$ Höhe des Körpers.

Die **Rückenflosse** beginnt da, wo die Rückenkante nach ihrem horizontalen Verlauf wieder abwärts steigt, und zieht sich wie auch die **Afterflosse** bis unmittelbar an die Schwanzflosse hin, so daß ein ununterbrochener, wenn auch scharf gegliederter Flossensaum diese ganze hintere Körperhälfte umzieht. Die Afterflosse entspringt allerdings um ein Geringes später als die Dorsale. Während sich nämlich die ersten Flossenträger der Dorsalen bereits an den 11. bis 14., d. h. noch zum Vorderkörper gehörigen Dornfortsatz anlehnen, stützen sich die der Analen ausschließlich auf die Hämapophysen des Hinterkörpers und zwar stets auf die erste hinter der verknöcherten Bauchscheidewand, die oft als zu ihnen gehörig betrachtet worden ist. Demnach zähle ich bei den verschiedenen Exemplaren für die Rückenflosse 33—38, für die Afterflosse nur 25—30 Flossenträger und ebensoviel Flossenstrahlen. Normalerweise umfassen je zwei Flossenträger eine obere bezw. untere Apophyse. In beiden Flossen steht die erste Hälfte der Strahlen gedrängter als die hinteren nur ganz kurzen; die Länge der Strahlen wächst in den 3—5 ersten sehr rapide, um dann bis zum ca. 15. etwas allmählicher wieder abzufallen. Dadurch entstehen die wohl allein als eigentliche Bewegungsorgane in Betracht kommenden vorderen Lappen. Sie stehen zueinander sehr regelmäßig in einem Winkel von annähernd 90°.

Sie haben ein Analogon in den ihnen parallel stehenden Lappen der tiefgespaltenen **Schwanzflosse** die gewissermaßen eine vergrößerte Wiederholung von ihnen darstellt, wie wir das schon bei *G. circularis* beobachten konnten. Doch sind die Größenunterschiede bei *G. hexagonus* viel bedeutender: Die Schwanzlappen erreichen bei den kleineren Formen 4, bei größeren 6 cm, die Lappen der beiden anderen unpaaren Flossen entsprechend nur $1^1/_2$—3 cm Länge. Die letzteren sind also höchstens halb so groß wie die kaudalen, während sie ihnen bei *G. circularis* kaum nachstanden. Äußerlich erscheinen auch hier bei beiden Hälften des Schwanzes trotz der inneren Heterocerkie einander durchaus gleich. Nur etwa 6 Strahlen sitzen oberhalb, ca. 30 unterhalb des Chordaendes an. Ein auffallender Gegensatz zu *G. circularis* besteht aber wieder darin, daß eine Spaltung der Schwanzflossenstrahlen am distalen Ende nur in verschwindend geringem Maße stattfindet, und zwar fast ausschließlich an den Strahlen des Mittelstücks. Ebenso ist eine Abnahme der Stärke der Strahlen sowohl vom proximalen zum distalen Ende der einzelnen, als auch von den äußeren zu den mittleren Strahlen hin zu konstatieren. Die äußeren haben nahe der Wurzel beträchtliche Stärke und sind zylindrisch, nach dem anderen Ende zu verbreitern sie sich allmählich und werden zu dünnen Blättchen. Ungegliederte Strahlen kann ich bei *hexagonus* nicht entdecken. Zwischen den beiden Lappen wird ein Verbindungsfeld durch wenige Strahlen hergestellt, die sich sofort an der Ursprungsstelle mehrfach gabeln und kaum mehr als 5—7 mm Länge erreichen. Sie sind ebenfalls reich gegliedert, und die einzelnen Teile besitzen einen Rest äußerer Skulptur in Gestalt verstreuter feiner Körnchen, so daß sie den Schüppchen zwischen Kiemenapparat und Kiefern fast völlig gleichen. Die längsten Strahlen der Schwanzflosse enthalten bis zu 20, die der Dorsalen und Analen nur ca. 6—7 Teilglieder. Fulkren fehlen an sämtlichen Flossen.

Von den paarigen Flossen sind meist nur die Brustflossen erhalten, die **Bauchflossen** waren nur höchst unvollkommen entwickelt, scheinen sogar, was Smith-Woodward bestreitet, in der Tat zuweilen geradezu gefehlt zu haben. Ihre Ansatzstelle befindet sich am unteren Körperrande, etwa in der Mitte zwischen Kehle und Beginn der Afterflosse. Ein einziges Exemplar läßt deutlich 9 Strahlen

an ihnen erkennen, die etwa ein Drittel der Länge der Brustflossenstrahlen besitzen. Ein Beckenknochen ist öfters in Gestalt eines länglichen, schmalen, schräg gegen den Schultergürtel aufwärts gerichteten Stabes sichtbar.

Aber auch die **Brustflosse** ist selten gut erhalten. Nach der starken Ausbildung der Clavicula zu urteilen, muß sie jedoch mit einer ziemlich kräftigen Muskulatur ausgerüstet gewesen sein. Sie

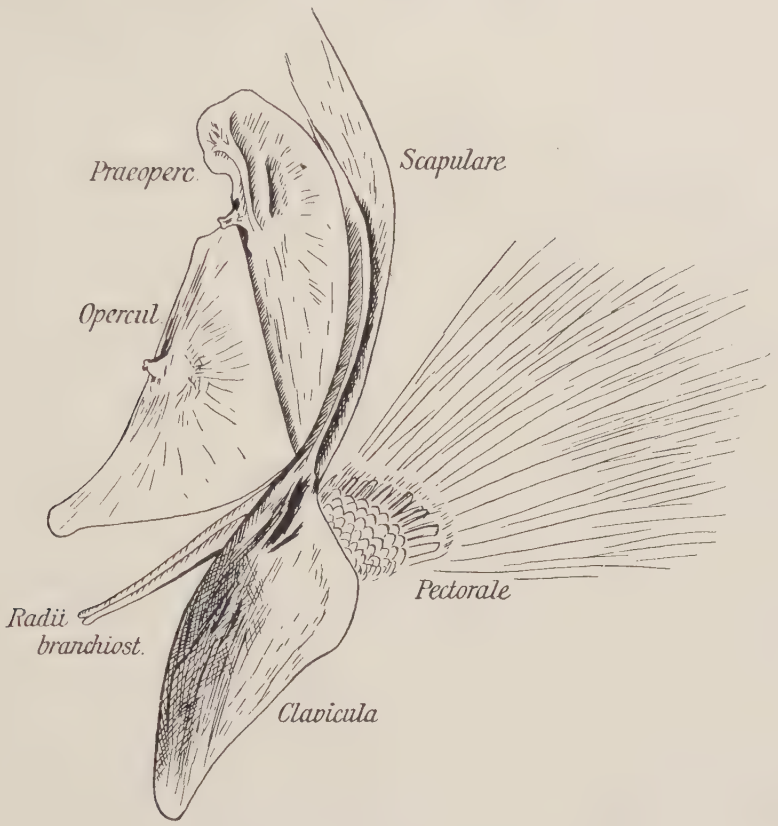

Fig. 5. Schultergürtel von *Gyrodus hexagonus*. Innenansicht.

befindet sich ziemlich hoch, nämlich in halber Höhe zwischen Brustrand und Wirbelsäule, d. h. in $^1/_3$ Körperhöhe. Die Anzahl ihrer Strahlen dürfte etwa 25 betragen, ihre Länge schwankt ziemlich beträchtlich, bleibt aber im Durchschnitt etwas hinter der der Dorsal- und Anallappen zurück. Die Anzahl der Basalia möchte ich mit Smith-Woodward auf 7—8 angeben.

Sie stützen sich auf den Oberrand der schaufelförmigen Verbreiterung der **Clavicula** und liegen so in einer nach hinten und oben offenen Bucht. Die ungefähr dreieckige Schaufel senkt sich bis an den Kehlrand hinab und erscheint auf der Außenseite sanft gewölbt. Zum Ansatz der Muskulatur diente wahrscheinlich eine oberhalb der Schaufel beginnende, stark heraustretende Crista an der Innenseite des oberen stielartigen Endes der Clavicula (Fig. 5). Ungefähr in Augenhöhe verbirgt sich der Knochen unter dem von oben herüberfassenden, etwas schräg zu ihm gestellten **Scapulare** (Supraclavicula, Supracleithrum?). Die Grenze zwischen beiden läuft innen ein Stück weit kammartig als Fort-

setzung der erwähnten Crista. Das Scapulare liegt als länglicher Knochen mit dem oberen Ende dem Hinterrande des Pteroticums an und begrenzt mit der Clavicula den rückwärts gewölbten Hinterrand des Kopfes.

Die Wirbelsäule, Rippen, obere und untere Apophysen sind durch viele vortreffliche Untersuchungen, unter denen die von Heckel und Thiollière an erster Stelle zu nennen sind, bereits einigermaßen gut bekannt, doch wurde meistens das den Pyknodonten Gemeinsame dabei stärker betont, als die generischen Trennungsmerkmale. Die für *Gyrodus* typischen Eigenschaften lassen sich etwa folgendermaßen zusammenstellen:

Die **Wirbelsäule** tritt rechtwinklig aus dem Hinterrande des Kopfes aus, biegt dann ein wenig nach unten um und steigt im Schwanze wieder etwas aufwärts, so daß ein sehr schwach S-förmiger Verlauf zustande kommt. Von den kaum sichtbar entwickelten Apophysen am letzten Ende abgesehen, zähle ich 30—32 Wirbel, von denen je eine Hälfte auf den Vorder- und Hinterrumpf entfällt. Am breitesten ist die Wirbelsäule in der Mitte, d. h. da, wo die verknöcherte Bauchscheidewand zwischen Vorder- und Hinterrumpf deutlich die Grenze angibt. Die ersten an die Schädelkapsel anschließenden Wirbel bilden durch eine innige Verschmelzung eine rings geschlossene Röhre zur Aufnahme der Chorda. Im fossilen Zustande ist dieses massive Stück allerdings fast regelmäßig zerdrückt und zieht daher auch die Klarheit der benachbarten Teile in Mitleidenschaft. Im ganzen übrigen Verlauf ist die Chorda dagegen nur oben und unten von den oberen und unteren Bögen bedeckt, so daß sie seitlich unverkalkt bleibt, und von einer eigentlichen Wirbelbildung nicht die Rede sein kann. Wir haben es mit Heckels „getrennten Halbwirbeln“ zu tun.

Nach diesem Forscher sind die **Apophysen** von den oberen und unteren Bögen durch eine Naht getrennt und sitzen oben in diese eingekeilt, „wie bei dem Störe.“ Nun sind die Wirbelbögen meist von Schuppen bedeckt oder durch den seitlichen Druck nachträglich zerstört. Es ist daher über diese Verhältnisse schwer volle Klarheit zu gewinnen. Ich kann jedoch an mehreren, gut erhaltenen Exemplaren nichts von einer Naht zwischen Bögen und Apophysen entdecken, zuweilen finde ich höchstens eine schwache Bruchlinie. Wie die Abbildung (Taf. XII, 1) erkennen läßt, läuft die Apophyse unten trichterförmig aus, wobei sie sich freilich noch nach rechts und links spalten mag, um reiterartig der Chorda aufzusitzen; darüber kann ich aus der seitlichen Ansicht keinen Aufschluß gewinnen. Nach vorn und im abdominalen Teile des Rumpfes, auch nach hinten sitzt eine Lamelle an, die durch eine horizontale Leiste ebenfalls in einen unteren und oberen Teil zerlegt wird. Die Seitenansicht des ganzen unteren Teils hat annähernd Trapezgestalt. Die Leiste entspricht einem Gelenkfortsatz, kann aber nicht dessen Funktion ausgeübt haben. Im kaudalen Teile treten, wie bei *G. circularis*, aber nicht in derselben Stärke und Anzahl, weitere Leisten im oberen Teil der Lamelle, und zwar an jedem Rande eine auf, die vorn um so stärker werden, je weiter die Apophyse nach rückwärts umbiegt, während sie hinten im gleichen Maße wieder verschwindet. Die Apophysen sowohl wie die Flossenträger sind hohl, worüber nur der Umstand zuweilen hinwegtäuschen kann, daß der Markkanal durch Kalkspat ausgefüllt und die eigentliche Röhre später fortgefallen ist; auf diese Weise bleibt nur ein an der Farbe meist nicht erkennbarer, massiver Steinkern erhalten, der dann leicht für die Apophyse selbst gehalten wird. Wenn die Dornfortsätze erhalten sind, sind sie oft am oberen Ende, wo die Knochenwand dem Druck nicht Widerstand zu leisten vermochte, gespalten.

Daß sie trotz des Mangels einer eigentlichen Gelenkung nicht lose einander angereiht, sondern ziemlich fest verbunden waren, geht aus einem Befunde hervor, wo 16 obere Apophysen im Zusammenhang aus dem Körper gerissen sind. Die Rippen stehen in ca. 12 Paaren, reichen nur bis in die Höhe der Brustflosse herab und scheinen ebenfalls am Vorderrande die lamellenförmige Verbreiterung zu tragen. Da die Schuppen über der Leibeshöhle am stärksten sind und die Rippen beider Seiten infolge ihrer Krümmung am Fossil übereinandergreifen, herrscht gerade in dieser Gegend Unklarheit. Jedenfalls dürfte eine Lamelle am Hinterrande, wie sie Zittel in seiner Figur auch bei Rippen und den Dornfortsätzen des Vorderrumpfes angibt, nicht den Tatsachen entsprechen.

Zwischen den Rippen und unteren Apophysen hat sich fast in allen Fällen ein großes, nach vorn konkav gekrümmtes Knochenstück durch das Schuppenkleid gedrückt, das wohl am besten mit Wagner als verknöcherte **Bauchscheidewand** gedeutet wird. Es liegt dem letzten Rippenpaar auf der Rückseite an, reicht oben nicht ganz bis an die Wirbelsäule und biegt unten kurz vor der Afterflosse schräg nach vorn um. Daß es hier zur Verknöcherung kommt, mag in der Notwendigkeit begründet sein, die Organe der Leibeshöhle vor den kräftigen Schlagbewegungen der Schwimm-Muskulatur am Hinterleibe zu schützen. Doch sprechen wohl, wie noch darzulegen sein wird, ursprünglich noch weitere Faktoren mit (vergl. S. 176).

Die Beschuppung.

Eine gewisse Beteiligung des gesamten Hinterleibes an der Fortbewegung gibt sich auch im Schuppenpanzer zu erkennen. *Gyrodus* gehört zu denjenigen Pyknodonten, die am ganzen Körper mit Schuppenreihen bedeckt sind. Eine Verbindungslinie zwischen dem Beginn der Rücken- und Afterflosse trennt nun deutlich eine hintere, nur von schwachen Schuppen bedeckte Hälfte, die der Lokomotion diente, von der vorderen mit festem Panzer geschützten. Die Vereinigung der verdickten Vorderränder zu langen Reihen ist indessen auch im abdominalen Teile gut zu erkennen. Ich zähle bei *G. hexagonus* vom Hinterrande des Kopfes bis zum Beginn der Schwanzflosse 30 Schuppenreihen, am Schwanzstiel selbst noch 6 bis 7, also kaum mehr als die Zahl der Wirbel beträgt. Nach der Kehle hin werden die Schuppen ebenfalls etwas schmäler, und zwar beträgt die Zahl der Reihen zwischen dem Hinterrande des Operculums und der Spitze der Clavicula 7—10. Das ganze schaufelförmige Ende der Clavicula wird von Schuppen bedeckt. An der eigentlichen Kehle werden die Schuppen dann so klein, daß die Anordnung in Reihen nicht mehr weit zu verfolgen ist.

Zugleich mit dem verstärkten Rand verlieren die Schuppen hier ihren oberen und unteren griffelförmigen Fortsatz zur Befestigung und vertauschen die Gestalt des Parallelogramms mit der Cykloidform, so daß an einem Körper beide Arten von Ganoidschuppen vertreten sind. Das Schuppenkleid erstreckt sich ferner mit einem schmalen Arm über die Verbindungsstelle des Praeoperculums mit dem Unterkiefer, bezw. Quadratum, breitet sich aber unterhalb des Auges wieder aus, vorn bis zum Nasalende, wo vielleicht noch die Praemaxilla über ihm lag, hinten bis zu dem freibleibenden Operkularapparat und oben bis zum Pteroticum, wo es nur durch das schmale obere Ende des Operculums und den dünnen Stiel des Scapulare von der Rumpfbepanzerung getrennt ist. Auch der runde, kurze Fleischstiel der paarigen Flossen ist von reihenförmig angeordneten, zarten Cykloidschuppen besetzt. Das ein-

zige Exemplar (No. 6), das auch derartige feinere Einzelheiten aufs deutlichste bewahrt hat, eine kleine Form aus Kehlheim, zeigt an der Brustflosse 6 solcher Reihen, deren jede auf der sichtbaren Innenseite des Armstumpfes aus 6 Schüppchen zusammengesetzt ist. Die Bauchflosse ist zu klein, um mehr als 2 Reihen getragen zu haben.

Die **Rumpfschuppen** sind am größten und stärksten in der Mitte über der Leibeshöhle und nehmen sowohl nach oben und unten als auch nach dem Körperende allmählich ab, so daß die kürzeren Reihen zwischen Dorsale und Anale ebensoviel von ihnen enthalten können, wie die der vorderen Körperhälfte, und daß oberhalb der Wirbelsäule kaum weniger als unterhalb in der gleichen Reihe stehen. Durchschnittlich findet man im oberen Drittel 9—10, im unteren 10—11 Schuppen. Die Anzahl kann deshalb nicht ganz konstant sein, weil die Schuppen neben den eigentlichen, zur Körperachse senkrechten „Schuppenreifen“ nicht, wie bei vielen anderen Ganoiden horizontale Reihen bilden, sondern dachziegelartig gestellt sind, indem jeder Hinterrand zwei dahinter liegenden Schuppen auflagert. Die nicht verdeckten, geschwungenen Unterränder treten auf diese Weise zu schräg nach unten und vorn verlaufenden, wellenförmigen Linien zusammen, die aber nicht annähernd so stark hervortreten wie die schwach gekrümmten Reihen der Leisten des Vorderrandes.

Die Befestigung der Schuppen gegeneinander geschieht genau in gleicher Weise wie bei *G. circularis*. Auch die Skulptur ist von jener nur graduell verschieden. Am Hinterleibe ist sie, entsprechend der Zartheit der Schuppen überhaupt, nur wenig hervortretend und meist schwer erkennbar, verschwindet aber nie ganz, während sie an den cykloidischen Schüppchen, besonders des Kopfes, sich in eine schwache Körnelung, ja einfache Punktierung auflöst.

Rücken- und Bauchkante sind durch je eine Reihe scharfkantiger, stark skulpturierter Schilder bis zum Beginn der unpaaren Flossen geschützt. In der Seitenansicht zeigen sie dreieckige Gestalt, der spitzeste Winkel weist nach hinten, wo das Ende der Schuppe sich auf die Vorderecke der nächstfolgenden legt. Nach unten bezw. oben greift ein kurzer Fortsatz ganz wie bei den übrigen Rumpfschuppen in die beiderseitigen Reihen des Körpers ein, so daß diese an Rücken und Bauch zu einem rings geschlossenen Gefüge vereinigt werden. Die Anzahl der „First- und Kielschilder“ entspricht somit denen der Schuppenreihen. Sie liegen aber insofern zwischen den Reihen, als ihre vordere Spitze noch bis in die Mitte der vorhergehenden Reihe vorspringt. Der Erhaltungszustand der Schilder ist naturgemäß stets durch die seitliche Kompression nach dem Tode beeinträchtigt.

Eines schon mehrfach erwähnten Exemplars (No. 6) möchte ich noch besonders gedenken. Die Schuppen sind hier von der Innenseite gesehen, also glatt, allein auch die abgesprungenen oder fortpräparierten haben nur ganz schwache Eindrücke von Skulptur im Gestein hinterlassen. Außerdem sind sämtliche Schuppen im Gegensatz zu den übrigen Exemplaren vollkommen durchsichtig, so daß gerade sie den besten Aufschluß über die Aufeinanderlagerung gewähren. Es erscheint wunderbar, daß gerade diese ungewöhnlich zarten Schuppen so besonders vortrefflich erhalten sind, und es könnte vielleicht angenommen werden, daß erst nach der Einbettung einige Schuppenlagen verloren gegangen sind oder daß der Erhaltungszustand in irgend einer andern Art und Weise dabei mitgewirkt hat. Wegen der im übrigen vollständigen Übereinstimmung mit den anderen Exemplaren, abgesehen von den etwas geringeren Größenverhältnissen, möchte ich nicht glauben, daß es sich um eine besondere Art handelt. Viel näher liegt es anzunehmen, daß hier ein nicht ganz ausgewachsenes Individuum vorliegt. Dafür

würde auch eine gewisse Ähnlichkeit mit den als *Gyrodus gracilis* v. Münster beschriebenen Jugendformen sprechen. Eine besondere Eigentümlichkeit des Exemplars besteht in einer Unregelmäßigkeit der Schuppenreihen, welche auch den Gedanken an eine krankhafte Abnormität nahe legen könnte (s. Fig. 6). Unweit der Brustflosse keilt gewissermaßen eine der Reihen nach unten zwischen den beiden benachbarten aus: Der Vorderrand ihrer untersten Schuppe legt sich auf den einer Schuppe der Nebenreihe, von wo ihm ein entsprechender Fortsatz entgegenwächst.

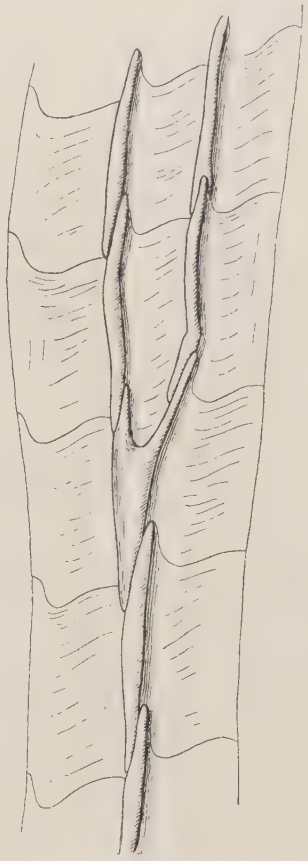

Fig. 6. Unregelmäßige Schuppenreihen bei *Gyrodus hexagonus.* (Exemplar 6, Berlin.)

Das gleiche Exemplar gibt übrigens den besten Aufschluß über den Verlauf der **Schleimkanäle,** der besonderes Interesse durch manche Eigentümlichkeit beansprucht. Nur der Verlauf über und hinter dem Auge muß nach anderen Exemplaren ergänzt werden (s. Taf. XI, 1). Vorn unmittelbar am Unterrande des Unterkiefers entspringt ein Kanal, der sich im Bogen um den Kiefer nach oben wendet und am Unterrande des Praeoperculums sich teilt; einen Zweig entsendet er auf der Praeoperkular-Platte parallel ihrem Vorderrande bis zu dessen Mitte, hier tritt er in scharfem Bogen nach vorn und verbindet sich mit einem Kanal, der unter dem Nasale hervortritt und sich unten um das Auge zum Pteroticum hinaufzieht. Der andere Zweig tritt quer über die Beschuppung des Quadratums hinweg und mündet unterhalb des Auges direkt in diesen Kanal. Ein weiterer Strang beginnt am Stirnbuckel und zieht oberhalb des Auges durch Frontale und Pteroticum zur Epiotikalecke, wo er anscheinend die nun vereinigten Kanäle der unteren Gesichtspartien aufnimmt. Dann geht er als Seitenlinie den gewöhnlichen Weg seitlich der Wirbelsäule entlang. Eine Strecke weit läuft er am Fuß der oberen Bögen hin, verläßt diese oberhalb der Bauchscheidewand, zieht quer über die Wirbelsäule und tritt an ihrer Unterseite aus, wo diese in den oberen Schwanzlappen aufbiegt. Er selbst bleibt genau in der Mitte des Schwanzstiels, vor dessen Ende er aufhört. Auf einen eigenartigen Dorsalkanal macht bereits Vetter aufmerksam. Auch er beginnt in der Nähe der Epiotikalecke, zieht hinter Pteroticum und Parietale aufwärts, biegt unter der Spitze des Hinterkopfes scharf nach hinten um und geht dann durch die obersten Schuppen der Rumpfseite, d. h. unmittelbar unter den unpaaren Rückenschildern bis zum Beginn der Rückenflosse; hier reicht er noch ein Stück quer nach hinten über die vordersten Flossenträger hinab und verliert sich dann. Nur bei einem Münchener *G. gracilis* lief er ausnahmsweise unter der Flosse weiter bis fast zum Schwanzende.

Das Kopfskelett.

(Vergl. Taf. XI, Fig. 2).

Von den gewöhnlich sichtbaren Kopfknochen hat Zittel (Grundzüge der Paläontologie, S. 375, *Gyrodus macropthalmus*) bereits eine ausgezeichnete Abbildung geliefert, von der meine Rekonstruktionszeichnung nur in wenigen unwesentlichen Teilen abweicht. Da nun aber bei *G. circularis* nicht nur die Lage der Schädeldeckknochen zueinander, sondern auch die Nähte zwischen ihnen eine bis ins Einzelne gehende Übereinstimmung mit *G. hexagonus* zeigen, so sehe ich mich genötigt, in der Deutung der Stücke eine Umänderung vorzunehmen, um die Analogie mit der großen Art herzustellen. Ein Occipitale findet sich in Zittels Figur überhaupt nicht. Es erscheint mir natürlicher, in dem unpaaren Knochen, den er Parietale nennt, das weitvorgerückte Occipitale zu erblicken. Sein Squamosum muß dann den Platz dem Parietale einräumen. An die Stelle des Postfrontale, das inWahrheit an der Außenfläche der Schädelkapsel nicht beteiligt ist, habe ich oben (S. 143) das Pteroticum gesetzt. Dadurch erhält auch der Operkular-Apparat seine natürliche Auflage. Die Grenze des Pteroticum gegen das Frontale liegt etwas weiter rückwärts, als sie Zittel vermutete. Seine Supraclavicula muß als Operculum, sein Operculum als Praeoperculum angesehen und dessen oberes rundes Ende als Hyomandibulare gesondert betrachtet werden. Die Maxilla liegt in seiner Abbildung nicht in ursprünglicher Lage. Was er Ethmoideum nennt, ist wahrscheinlich ein Bruchstück des vom Frontale herabsteigenden, langen Astes, oder auch ein Nasale. Das Mesethmoideum ist bei ihm durch Schattierung unter der Beschuppung der Nasenregion angedeutet, aber nicht bezeichnet. Der Sklerotikalring ist einheitlich und ziemlich stark gezeichnet, in Wirklichkeit aber zweiteilig und sehr zart.

Posttemporalia (Supratemporalia bei Smith-Woodward) nennt Zittel drei Platten, die den Hinterkopf abschließen. Mit diesem Sammelnamen ist aber für dasWesen dieser höchst interessanten und eigenartigen Stücke wenig gewonnen. Wir erinnern uns an die merkwürdige Lücke hinter und über dem Occipitale superius und Parietale bei *G. circularis* (s. S. 142), die notwendigerweise durch irgend einen unbekannten Knochen ausgefüllt gewesen sein mußte. Hier finden wir nun eine seitlich dreieckige, hinten spitz zulaufende Platte an der betreffenden Stelle, die ein äußerst bemerkenswertes Übergangsglied zwischen dem Occipitale und den Firstschildern der Rückenkante bildet und gleicherweise in Form, Größe und Skulptur eine seltsame Vermittlung zwischen Kopfbedeckung und Rumpfbedeckung herstellt. In der Körnelung und der rückwärts gerichteten Spitze schließt sie sich eng an das vorhergehende, weit größere Occipitale an, in der dreieckigen Form und vor allem in seiner Lage zu den andern den Hinterkopf abgrenzenden Platten ahmt sie unverkennbar die oben beschriebenen Firstschilder nach. Wie erwähnt, zieht über diese anderen in einer Reihe angeordneten Platten der dorsale Schleimkanal hinweg. Inwieweit auf sie Namen, wie Suprascapulare, Epioticum, Postoperculum und dergl. anwendbar sind, möchte ich einstweilen nicht entscheiden, da ich glaube, daß diese Nackenplatten weder den Schädelknochen noch dem Schuppenpanzer allein zuzuweisen sind, sondern gewissermaßen als Produkte zweier verschiedener Ausbildungstendenzen angesehen werden müssen. Der Name Posttemporalia mag daher vorläufig beibehalten werden.

Bei einer Gesamtansicht des Fischkörpers erscheint indessen die Grenze zwischen Kopf und Rumpf, sofern sie nicht zerstört ist, durchaus scharf, da die Körnelung dieser Nackenpartie sich von

der Skulptur der dahinter liegenden Schuppen aufs strengste unterscheidet. Der Hinterkopf erscheint dadurch stachelartig rückwärts ausgezogen. Der Oberrand des Schädels ist scharfkantig und senkt sich schräg nach vorn, ist aber häufig dadurch unterbrochen, daß das Occipitale bei der seitlichen Zusammenpressung herausgesprungen ist. [Die Ansicht eines solchen Stückes von der Oberseite (s. nebenstehende Abbildung, Fig. 7) ist am Exemplar 13 zu sehen]. Vorn zwischen den Stirnbuckeln verbreitert sich der Kopf schnell und bildet dann senkrecht bis zum Munde herab auf der Vorderseite eine breite Fläche, wie bei *Gyrodus circularis*. Der Unterrand der Pterotica tritt auch hier seitlich weit aus der Medianlinie des Körpers, so daß die Seitenwände der Schädelkapsel nach außen konkav geschwungen sind und den weitesten Raum für das Gehirn in gerader Fortsetzung die Wirbelsäule unmittelbar über dem Auge zwischen sich lassen. Zuweilen ist eine Schädelseite fortgebrochen, so daß man einen Einblick in die Kapsel erhält, falls sie nicht mit Kalkspat ausgefüllt ist. Die Innenseite der Schädeldeckknochen ist vollkommen glatt und parallel der Außenfläche. Die Nähte zwischen den Deckknochen weisen den gleichen geradlinigen Verlauf, die gleichen Ecken und im ganzen dieselben Proportionen auf, wie bei *Gyrodus circularis*. Die Linie in der Körnelung, welche vom Stirnbuckel durch das Frontale und Parietale hinzieht, ist hier noch ausgeprägter als dort, zumal hier auch die Körnchen der Nachbarregion in kleinen, von ihr als Hauptstamm ausstrahlenden Geraden sich anordnen.

Fig. 7. Occipitale superius, Vorderansicht.

Der obere Rand der großen Augenhöhle wird zur Hälfte vom Frontale, zur andern vom Pteroticum gebildet. Der zweiteilige Augenring lehnt sich hier unmittelbar an ihn an. Unten wird das Auge von der zuweilen teilweise sichtbaren inneren Gesichtswand abgeschlossen, von der man nach Analogie der Verhältnisse bei *G. circularis* wohl sprechen darf, ohne daß indessen beide Seiten freigelegt werden könnten. Zumeist ist nur das darüberlagernde Schuppenkleid zu erkennen, aus dem in in der Halsregion die Kiemendeckel hervortauchen.

Operculum und **Praeoperculum** sind als kräftige Knochenplatten fast in allen Fällen erhalten und liegen mir an einigen Exemplaren auch mit ihrer Innenseite vor. Das Praeoperculum ist beträchtlich größer als das etwas höher gelegene Operculum. Letzteres ist zuweilen auf der Außenfläche ähnlich gekörnelt wie die Knochen des Schädeldaches und lehnt sich selbständig an das Pteroticum an. Beide Deckel sind am Vorderrande leicht punktiert. Von einem Punkte etwas über der Mitte des Vorderrandes laufen sehr feine Strahlen nach allen Teilen der Hinterränder aus. Parallel dem Hinter- und Unterrande, die beim Praeoperculum einen Winkel von annähernd 100° miteinander bilden, ziehen außerdem zarte Anwachsstreifen. Dem Strahlenmittelpunkt entspricht auf der Innenseite die Ansatzstelle der Muskeln, ein kleiner breiter Vorsprung nebst einigen rinnenartigen Vertiefungen (vergl. Fig. 5). Die Stellung beider Deckel zueinander entspricht genau der bei *Gyrodus circularis*. Nahe dem Vorderrande des Praeoperculums auf der Außenseite des Knochens bemerkt man den bereits erwähnten Schleimkanal, der genau an dem Strahlenmittelpunkte in scharfer Biegung nach vorn austritt.

Das Praeoperculum läuft oben in eine kurze Spitze aus, die in einem Winkel gegen den Vorderrand schnell nach vorn untertaucht. Über sie deckt sich ein kleines quadratisches oder auch rundes Knochenstückchen, in dem man wohl das **Hyomandibulare** zu erblicken hat. Eine Grenze zwischen beiden zweifellos festzustellen, ist mir nicht gelungen. Die in Abbildungen zuweilen wiedergegebene dürfte einer Bruchlinie entsprechen, die häufig hier hindurchsetzt. Nach dem Befunde bei *G. circularis* möchte ich auch hier eine innige Verschmelzung beider Knochen annehmen. Für einem Bestandteil des Praeoperculums selbst halte ich die kleine Platte wegen ihrer schiefen Lage zu ihm nicht. Auch müßte sich sonst das Hyomandibulare an der Unterseite des Vordeckels finden, was bei den hiesigen Stücken nicht der Fall war. Das Hyomandibulare schließt sich an den Unterrand des Pteroticums ohne feste Verbindung an. Ceratohyale und Hypohyale geben sich, wenn überhaupt, nur als Erhöhungen in der Beschuppung der Kehle unterhalb des Quadratums kund. Dagegen sind zwei **Radii branchiostegi** zuweilen recht deutlich. Sie schmiegen sich an den Unterrand des Praeoperculums an und verschwinden an dessen Berührungsstelle mit der Clavicula.

Auch die Wangenknochen wären wegen der kleineren Proportionen ohne die Kenntnis des *Gyrodus circularis* an sich zum Teil kaum in ihren Umrissen und in ihrer Bedeutung bestimmbar. Ein einziges der Berliner Exemplare (No. 5) zeigt die ganze Partie zugleich und die Grenzen mit einiger Klarheit. Das **Metapterygoideum** zeigt sich von der Innenseite. Statt eines Stieles und einer fächerförmigen Erweiterung an seinem unteren Ende erblickt man daher nur ein unregelmäßig gewelltes, längliches Knochenstück, das hinten vom Praeoperculum, vorn von der Augenhöhle begrenzt wird. Von unten her kommt ihm das Quadratum entgegen. Die Naht zwischen beiden ist nicht wie die andern eine gerade Linie. Der Hinterrand bildet die Fortsetzung desjenigen des Metapterygoideums und liegt wie dieser dem Praeoperculum an. Am Unterrande findet offenbar eine innige Verschmelzung zwischen Quadratum und Praeoperculum statt, die hier gemeinsam die Gelenkung des Unterkiefers tragen.

Das **Quadratum** schließt weiterhin mit einer kleinen, halb-kreisförmigen Ausbuchtung die Mundöffnung hinten ab und verbindet sich eng mit dem Oberkiefer. Den oberen vorderen Rand bildet die Naht gegen das Entopterygoideum. Die Streifung des Quadratums hat ihr Zentrum im innersten Mundwinkel und strahlt von dort nach hinten und oben aus.

Das **Entopterygoideum** ist ein häufiger sichtbarer, langgestreckter Knochen, der mit seinem fast horizontalen Oberrand die Augenhöhle nach unten begrenzt und somit von der Schädelkapsel-Basis um die ganze Höhe des Auges entfernt bleibt. Der untere Rand läuft dem oberen genau parallel und begrenzt den Oberkiefer. Der Vorderrand ist stets im Ethmoideum verborgen, läuft aber der Grenze gegen das Quadratum anscheinend ebenfalls parallel, so daß im ganzen ein sehr langgedehnter Rhombus entsteht. Der hintere spitze Winkel liegt dem Metapterygoideum an. Von ihm geht die Streifung des Knochens aus.

Das **Ethmoideum** ist relativ schwächer als bei *G. circularis*. Vor allem greift es rückwärts nicht so weit. Auch ist der Hinterrand nicht gerade, sondern abgerundet. Daher findet hier auch keine Berührung mit dem Quadratum statt, wie bei der größeren Art. Vielmehr zieht sich der Rand von der vorderen unteren Ecke der Augenhöhle im Bogen bis unter die Praemaxillen hin, so daß auch der Vomer nur noch am vordersten Ende in Berührung mit ihm kommt. Der vordere Teil des Ethmoideum ist unter der Nasenregion verborgen.

Der **Vomer** stützt sich also hier in der Hauptsache nicht auf das Ethmoideum, sondern in seiner ganzen Länge auf das Entopterygoideum. Fricke bildet ein gut erhaltenes, isoliertes Vomer-Stück ab, das auf dem Rücken eine große Lamelle trägt. Ich nehme an, daß dies ein Teil des Entopterygoideums ist, und daß der Vomer selbst nicht viel höher hinaufreicht als die beiden mit ihm seitlich verschmolzenen Palatina, die auf der Oberseite in einen niedrigen Kiel auslaufen. Alle drei Teile des Gaumenstückes verbreitern sich rückwärts ziemlich schnell und bilden miteinander eine kräftige, zur Körperebene senkrecht gestellte Platte, die am Kadaver meist aus ihrer Lage geschoben ist und ebenso wie die beiden Unterkiefer überaus häufig isoliert gefunden wird. Am hinteren Ende, das meist abgebrochen ist, befindet sich nach Fricke eine rundliche Vertiefung.

Die beiden **Unterkieferäste** sind in ursprünglicher Lage durch eine Symphyse verbunden, ihre Kauflächen stehen in einem Winkel zueinander und umfassen die Gaumenplatte seitlich. Die einzelnen Bestandteile der Unterkiefer zu unterscheiden, bezw. die Grenzen zwischen ihnen zu erkennen, ist bisher nicht gelungen. Es liegt aber kein Grund vor, hierin bedeutende Unterschiede von *G. circularis* anzunehmen. Ein Umstand ist allerdings erwähnenswert: Die Schneidezähne des Unterkiefers mit ihrer Basis fehlen an isolierten Stücken regelmäßig. Dennoch möchte ich hieraus nicht schließen, daß die Dentalia (Heckel's „Vorkiefer") gegen den übrigen Unterkiefer beweglich gewesen seien. Vielmehr glaube ich, daß die vordere starke Hälfte der **Dentalia** durch Druck von den beiden zarteren, in den Kiefer eingefügten Fortsätzen getrennt worden sind und daß diese noch in den erhaltenen Gebißteilen stecken. Indessen muß erst ein glücklicher Fund diese Frage im einen oder anderen Sinne entscheiden. Eine Furche zur Aufnahme beweglicher Dentalia, wie sie Heckel als Eigenschaft der Pyknodonten im allgemeinen angibt, habe ich wenigstens für *Gyrodus* an keinem der mir zu Gesicht gekommenen Exemplare entdecken können. Jeder Unterkiefer weist auf der Außenfläche zwei ihn längs durchsetzende, hervortretende Kanten auf, eine nahe dem Unterrande, die andere in der Mitte zwischen ihr und dem Oberrande. Am hinteren Ende des Kiefers ragt der Knochen in Gestalt eines aufsteigenden Astes weit über die Kaufläche hinauf und gelenkt hier am Quadratum.

Die Schneidezähne des Oberkiefers tragen die beiden **Praemaxillen,** kräftige, oben in spitze Stiele auslaufende Knochenstücke. Die **Maxillen** sind zahnlose, schwache, aber meist mit geringer Skulptur versehene Platten, die mit einem stumpfen Fortsatz zwischen Praemaxille und Palatinum ansitzen, aber höchst selten erhalten sind, so daß ihre gewöhnliche Größe und Gestalt nicht einwandfrei feststeht. Der Vorderrand liegt der Praemaxilla, der Unterrand der Kante der Gaumenplatte auf, Hinter- und Oberrand sind abgerundet und erreichen nicht die Augenhöhle. Die Beschuppung geht anscheinend unter der Maxilla fort, die gewöhnliche Lage des Knochens ist nicht an der Seite, sondern oberhalb der Mundhöhle.

Jede Praemaxille trägt zwei, jedes Dentale drei kräftige Reiß- oder Schneidezähne, die oben und unten in je einer Querreihe stehen und spitz-konische Gestalt haben. Die Gaumenplatte trägt 5 Längsreihen von Mahlzähnen, deren mittelste die größten und stärksten enthält; die der beiden benachbarten sind kleiner als die der äußeren Reihen. Daher ist die Kaufläche nicht vollkommen eben. In jedem Unterkiefer finden sich in der Regel 4 Reihen, deren innerste die kleinsten Zähne enthält; die folgende besteht aus den größten, die zweitgrößten stehen in der Außenreihe. Doch liegt mir auch ein Unterkiefer aus dem Kimmeridge von Weymouth vor, der an der Symphyse noch eine weitere Innen-

reihe mit kleinen Zähnen aufweist, ohne daß hierin ein spezifischer oder gar generischer Unterschied gesehen werden könnte; ein zweites Exemplar (No. 18) scheint nur 3 Zahnreihen in jedem Kiefer zu besitzen. Typischer für *Gyrodus* ist die feine Skulptur der Mahlzähne, die aber nur an unabgekauten Zähnen in allen Einzelheiten studiert werden kann, wie man sie nicht eben häufig findet. In der Mitte findet sich ein einzelner kleiner Buckel und um ihn zwei annähernd kreisförmige Kränze von kleinen ähnlichen Erhebungen, die bei vorgeschrittener Abkauung als glatte Ringwälle stehen bleiben. Doch gibt es auch Fälle, in denen die ganze Zahnoberfläche eingeebnet und poliert ist, so daß nur der eine oder andere der jüngeren oder tiefer gelegenen Zähne überhaupt die Zugehörigkeit des betreffenden Kieferfragments zu *Gyrodus hexagonus* beweist. Längliche Zähne finden sich selten, nur in beschränktem Maße und allein in den hinteren Mundteilen. Sie stehen dann quer zur Achse des Kiefers. Die Anzahl von Zähnen in den einzelnen Reihen ist je nach ihrer eigenen Größe und, wie es scheint, auch nach dem Alter des Individuums verschieden. In der Regel kann die Bezahnung nicht am Individuum selbst beobachtet werden, weil das Gebiß infolge seiner Lage im Gestein verborgen oder herausgebrochen ist. Owen gibt als einziger in seiner Odontographie (Teil I, S. 72) eine Beschreibung des mikroskopischen Zahnbaues bei *Gyrodus cretaceus*. Wir werden uns damit im Zusammenhange mit den anderen Pyknodonten noch zu beschäftigen haben.

Die Arten der Gattung Gyrodus.

Da die Anzahl der Zahnreihen nicht einmal innerhalb der Species *hexagonus* vollkommen konstant ist, die Zahl der Zähne innerhalb einer Reihe mit dem Alter zunimmt und je nach der Größe der Zähne in verschiedenen Reihen verschieden ist, da ferner die äußere Gestalt der Zähne nicht nur in verschiedenen Zahnreihen und verschiedenen Gebißteilen, sondern auch innerhalb einer Reihe von vorn nach hinten wechselt, da schließlich der Grad der Abkauung und der Erhaltungszustand starke Unterschiede bedingen können, so dürfen alle auf derartige Merkmale allein gegründeten spezifischen Unterscheidungen keinen Anspruch auf volle Gültigkeit erheben, d. h. die individuellen und zufälligen Eigentümlichkeiten isolierter Gebisse berechtigen nicht zur Aufstellung von Arten. Die weitaus größte Zahl aller bisher bekannten *Gyrodus*-Arten beruht aber lediglich auf mehr oder weniger vollständigen Kieferstücken, und zwar zum großen Teil auf ganz vereinzelten Funden.

Agassiz beschreibt (1833) 17 Arten von *Gyrodus*, benannte 9 weitere, die er nicht selbst beschrieb und erwähnte noch den kleinen *Gyrodus gracilis* Münst. Von den beschriebenen Arten beruhen 14 nur auf Gebißstücken, scheiden also für unsere Betrachtung aus, die drei andern, nämlich *macrophthalmus* Ag., *frontatus* Ag. und *rugosus* Münst. gründen sich auf je ein Kehlheimer Exemplar der Münsterschen Sammlung und sind in Teil II der Abbildungen wiedergegeben. Später (1843, Teil II, 2, S. 300) holte Agassiz anhangsweise die Beschreibung nach von *Gyrodus rhomboidalis*, *circularis*, *analis*, *punctatissimus* und *macropterus*.

Wagner prüfte schon in der ersten Abhandlung die Unterscheidungen Agassiz's gründlich und nahm manche Änderung vor oder erklärte wenigstens sein Bedenken. 1861 sah er sich zu der Erklärung

genötigt, „daß bei der großen Ähnlichkeit aller dieser Fische sowohl in ihren Konturen als in ihrer Beschuppung es zur Zeit noch nicht gelungen ist, alle Arten durch scharfe Sonderung zu begründen.“ Die großen Formen *(circularis, rhomboidalis, punctatissimus* und *multidens)* faßte er, wie schon gesagt, unter der einen Art *Gyrodus titanius* Wagn. zusammen. Außerdem zählt er nur noch 5 Arten auf: *hexagonus* Blv. *platurus* Ag., *macrophthalmus* Ag., *rugosus* Münster und *gracilis* Münster, sämtlich ebenfalls aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. Unter *Gyrodus hexagonus* vereinigte er Agassiz's *Microdon hexagonus, Microdon analis*, ferner einen von Quenstedt erwähnten *Gyrodus rugosus* und seinen eigenen, früher mit *Gyrodus maeandrinus* vereinigten *Gyrodus lepturus*, schließlich noch *Gyrodus turgidus*. Er bezeichnet ihn als „die gewöhnliche Art, die zahlreich bei Solnhofen gefunden wird.“

Winkler hatte im Jahr vorher (1860) ziemlich unbekümmert um die ersten Wagnerschen Verbesserungen, die in Solnhofen vorkommenden Arten, 17 an der Zahl, in einer Übersichtstabelle gegeneinander abzugrenzen versucht. Es haftet dem Versuche jedoch viel Künstliches an: Um gewaltsam Unterschiede hervorzuheben, werden z. B. die Körperformen unterschieden als: hexagone, presque hexagone, presque circulaire, circulaire, presque ronde, rhomboïdale, plus ou moins conique u. s. w., ohne daß damit im Grunde Verschiedenes gesagt würde. Zum mindesten gehen solche Unterschiede nicht über den Rahmen dessen hinaus, was durch geringe Anlässe während oder nach der Fossilisation bewirkt werden kann, als spezifisches Merkmal sind sie daher wertlos. Sehr unangebracht ist auch die wechselnde Angabe der Maße in Zentimeter und Zoll bei einer solchen Gegenüberstellung, zumal nur die Zahlen ohne Maßangabe aufgeführt sind. Eine Umrechnung ergibt ein Schwanken der kleineren Formen außer *dichactinius* innerhalb der Grenzen, die ich eingangs für *Gyrodus hexagonus* gezogen habe. Also auch dieser Versuch einer systematischen Einteilung muß als mißglückt gelten.

So ist denn die Vermutung Vetter's (1881) verständlich, daß es sich überhaupt nur um zwei Arten von *Gyrodus* handle, *titanius* (= *circularis*) und *hexagonus*.

Zittel (87/90) unterscheidet: bei Kehlheim und Solnhofen *G. hexagonus*, seltener *platurus*, bei Kehlheim und Pointen *G. macrophthalmus* und bei Kehlheim *G. gracilis*, außerdem *G. titanius*, mit dem er auch *umbilicus, jurassicus, Cuvieri* und *coccoderma* vereinigt. Eine Charakterisierung der Species ist indessen nicht gegeben.

Smith-Woodward (1895) zählt im Katalog des Britsh-Museum (Teil III, S. 233) außer 6, nur nach der Bezahnung bekannten, 4 Arten auf, nämlich: *G. macrophthalmus, hexagonus, frontatus* und *circularis*. *G. frontatus* unterscheidet sich nach ihm ebenso wie *gracilis* durch die Skulptur der Schuppen von den anderen, doch hält er es für möglich, daß sich in ihr ein primitives Stadium zeige, das bei *G. frontatus* auch im erwachsenen Zustande beibehalten werde, und daß *gracilis* ebenso gut eine Jugendform von *hexagonus* und *macrophthalmus* darstellen könne. Als einzige Unterschiede zwischen diesen beiden werden nur „the relatively greater protuberance of the abdominal region and the simplex mammillation of the teeth“ angegeben, Differenzen, die sich meines Erachtens sehr leicht auf die Art der Erhaltung zurückführen lassen, wenn sich nicht überhaupt zahlreiche Übergänge zwischen beiden sollten finden lassen.

Ich glaubte also von der Art *Gyrodus macrophthalmus* absehen zu können. Weder in München noch in Berlin finden sich Exemplare, die zu einer solchen Absonderung berechtigten. An der Aufzählung der Londoner Exemplare von *Gyrodus frontatus* ist sehr bemerkenswert, daß sie im Gegensatz

zu denen von *hexagonus* mit einer minderwertigen Ausnahme sämtlich aus Kehlheim stammen; das Gleiche gilt von den beiden einzigen Berliner Exemplaren, deren äußerer Habitus beim ersten Blick von dem der übrigen aus Solnhofen abweicht. Ich habe aber bereits dargelegt, daß ich sie trotzdem nicht als eigene Species abzusondern in der Lage bin. Es handelt sich hier entweder um verschiedene Erhaltungsweise in verschiedenem Gestein oder aber um Jugendformen, deren Aufenthalt ja der schwächeren Kauwerkzeuge wegen an bestimmte Regionen des Gewässers gebunden sein konnte. Bevor also nicht bestimmtere Sonderheiten in der Organisation bekannt sind, lasse ich auch den *Gyrodus frontatus* und *gracilis* fallen.

Nun beschreibt Winkler einen *Gyrodus dichactinius*, der möglichenfalls eine echte Art vertritt. Zwar das so besonders stark von ihm betonte und zum Artnamen benutzte Merkmal, die bis zur Basis reichende Zweiteilung der Rückenflossenstrahlen, findet sich auch anderweit. (Ich sehe darin nicht wie sein Gewährsmann Bleeker ein primitives Stadium, sondern das Zeichen vorgeschrittener Entwicklung, eine Förderung der Funktion). Aber die angegebenen Längen- und Höhenmaße (24 und 16 cm) würden dieser Form eine Stellung außerhalb *Gyrodus hexagonus* anweisen.

Von andern Lokalitäten als den lithographischen Schiefern Bayerns und den gleichaltrigen Ablagerungen von Nusplingen und vom Bugey sind bisher außer Kieferfragmenten meines Wissens keine Reste von *Gyrodus* bekannt geworden.[1] Sicher begründet sind daher einstweilen nur die beiden Arten *Gyrodus circularis* Ag. und *Gyrodus hexagonus* sp. Blv. Den Hauptbestandteil der Gattung macht daher merkwürdigerweise eine Species aus, welche Agassiz, der Begründer des Genus *Gyrodus*, selbst in einer anderen Gattung untergebracht hatte.

Aus dem Gesagten ergeben sich folgende Definitionen:

Das Genus **Gyrodus** Ag.

Ein Pyknodont (s. d. Definition auf S. 198) von unregelmäßig sechseckiger bis ovaler Körperform, Schwanzflosse tief gegabelt mit 30 und mehr Strahlen, Rücken- und Afterflosse anfangs hoch ausgezogen, erstere mit 33—38, letztere mit 25—30 Strahlen, die gegliedert und gegabelt sein können, Wirbelsäule aus 30—32 getrennten Halbwirbeln, von denen 14 oder 15 dem Vorderrumpf angehören, in $^2/_3$ Höhe des Körpers, gegen den Kopf nach vorn abwärts geneigt, Gelenkfortsätze der Apophysen einfach, lamellöse Verbreiterung der Apophysen im hinteren Körperteile auch auf der Rückseite und mit kräftigen Leisten durchsetzt, an den Flossenträgern fehlend, Bauchgurt nach vorn gekrümmt, ca. 36 Schuppenreifen den ganzen Rumpf bedeckend, First- und Kielschilder stark skulpturiert, dorsales Schleimkanalsystem vorhanden, Schädelkapsel einheitlich, mit deutlicher Körnelung, am Hinterkopfe scharf gekielt, Grenzen der Schä-

[1] Über *Gyrodus syriacus*, O. Fraas (1878) aus dem Libanon s. S. 186.

delknochen geradlinig, Parietalia durch Occipitale superius getrennt, Auge groß, sein oberer Rand in gleicher Höhe mit den oberen Bögen, Nasenrand steil abfallend, Schneidezähne spitz-konisch und sehr kräftig, Normalformel des Gebisses $\frac{5}{4:4}$, Mahlzähne meist rundlich, in der Mitte mit einem oder mehreren Höckern, nach dem Rande zu 2—3 radial gefurchte Wellen. Verhältnis von Höhe zu Länge des Rumpfes 2:3.

Gyrodus hexagonus, sp. Blainv.

Durchschnittliche Länge 12 cm, durchschnittliche Höhe 8 cm, Verhältnis von Kopflänge zu Rumpflänge 1:2, Flossenstrahlen nur in geringem Grade gegabelt, sämtlich gegliedert, oben 4, unten 6 Schneidezähne, Vomer auf der Rückseite an das Entopterygoideum gelehnt, Augenring an die Schädelbasis anschließend. Hauptfundort Solnhofen.

Gyrodus circularis, Ag.

Große, bis zu $^3/_4$ m lange Formen, Verhältnis von Kopflänge zu Rumpflänge 1:2,5, Flossenlappen lang ausgezogen, Flossenstrahlen in den hinteren Teilen der Flossen sehr stark verzweigt, anfangs ungegabelt und ungegliedert, oben 4, unten 8 Schneidezähne, Vomer auf der Rückseite an das Mesethmoideum gelehnt, Augenring etwas unterhalb der Schädelbasis, Schleimkanal auf dem Praeoperculum rudimentär. Vorkommen bekannt in den lithographischen Schiefern Bayerns und bei Nusplingen.

Zweiter Teil.

Die Pyknodonten im Allgemeinen.

Die genauere Kenntnis der Gattung *Gyrodus* muß auch auf die übrigen Mitglieder der Familie einiges Licht werfen. Es sei daher gestattet, aus den vorangegangenen Ergebnissen gewisse Folgerungen auf die Pyknodonten überhaupt zu ziehen und einige neue Beobachtungen an dem mir zur Verfügung stehenden Material hinzuzufügen. Die Pyknodonten sind, wie das Literaturverzeichnis beweist, schon früher häufig zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden. Infolge vielfacher gegenseitiger Mißverständnisse und Widersprüche der einzelnen Autoren bestehen jedoch über die wichtigsten Fragen sehr stark voneinander abweichende Ansichten. Um also eine Auseinandersetzung in jedem einzelnen Falle nach Möglichkeit zu vermeiden, lasse ich den einzelnen Kapiteln eine historische Übersicht vorangehen.

Kapitel I.

Die Beschuppung.

Wie in einzelnen Bruchstücken die Bezahnung als Erkennungsmerkmal der Pyknodonten gilt, so ist für den ganz erhaltenen Körper die Schuppenbekleidung charakteristisch. Hat doch Quenstedt die Familie statt nach der Bezahnung nach den Schuppenreifen als *Pleurolepidae* den übrigen Ganoiden entgegenstellen wollen! Allerdings sind die Schuppen erst verhältnismäßig spät als solche anerkannt worden.

Agassiz (1833—43) wußte noch wenig oder nichts von ihnen; da im fossilen Zustande oft nur die in langen Reihen angeordneten, verdickten Vorderränder oder gar nur deren Abdrücke im Gestein übrig geblieben sind, konnte er zu keinem endgültigen Urteil über die Natur dieser Reste gelangen. Er ließ es unentschieden, ob er es mit Teilen des Innenskeletts oder der Hautbedeckung zu tun habe, neigte allerdings, wenigstens betreffs *Pycnodus*, mehr der Ansicht zu, daß es sich um Knochengräten analog den „osselets en V“ der Klupeiden handle. Bei *Gyrodus*, dessen Schuppen als die stärksten am häufigsten und klarsten erhalten sind, scheint er der richtigen Deutung sehr nahe gekommen zu sein, denn auf S. 300 in Band II findet sich der Satz: „Chez toutes les espèces les écailles sont unies par de très gros onglets articulaires“, doch die daneben stehende Bemerkung: „les V existent“ beweist, daß ihm auch hier kein gutes Exemplar zur Verfügung gestanden hat.

Egerton erkannte bereits in seinem Aufsatz vom Jahre 1849 den vollen Sachverhalt mit unzweideutiger Schärfe. Im Anschluß an einen Brief Agassiz's legt er seine Erkenntnis dar, daß jene „apophyses befor the dorsal“ nichts sind als die eng miteinander durch spitze Fortsätze verbundenen, leisten-

förmig verdickten Vorderränder der Schuppen. Ebenfalls fiel ihm damals schon der Unterschied in der Beschuppung der verschiedenen Gattungen auf, daß nämlich bei den einen der ganze Rumpf, bei den andern nur die vordere Hälfte mit Schuppen bedeckt ist. Seiner Ansicht nach stellte die ungewöhnlich starke Beschuppung einen Verteidigungspanzer dar, der allerdings, wie bei dem in einem Koprolithen gefundenen *Globulodus* Münst., seiner Aufgabe nicht immer mit erwünschter Zuverlässigkeit gerecht wurde! Wie bei einigen heutigen Fischen der ganze Rumpf steif und nur die Schwanzflosse beweglich sei, so müßten analoge Verhältnisse bei den ganz beschuppten Pyknodonten geherrscht haben. Er will damit wohl sagen, daß diejenigen, bei denen nur der Vorderrumpf mit Schuppen bedeckt ist, den Hinterleib mit in die Schwimmbewegung ziehen.

Im gleichen Jahre veröffentlichte Williamson seine mikroskopischen Untersuchungen über Schuppenstruktur bei Ganoiden und Plakodermen. Der Längsschnitt durch eine Schuppe von *Gyrodus* aus Kehlheim, den er beschreibt (S. 447) und abbildet (Plate XLI, Fig. 9 *) läßt gar keinen Zweifel darüber, daß die Leiste am Vorderrand ein Teil der Schuppe selbst ist, und ist die beste Bestätigung und Ergänzung für Egerton's Darstellung.

Wagner (1851) aber, dessen Untersuchung über die Pyknodonten zwei Jahre später erschien, hat diese wertvollen Ergebnisse der beiden Engländer gar nicht gekannt. Er behandelt die Frage der „osselets en V" ebenfalls genau und zweifelt keineswegs an der Schuppennatur der fraglichen Reifen. Doch ist der Wortlaut seiner Erklärung so irreführend, daß man aus ihr entnehmen muß, Schuppe und Schuppenleiste seien zweierlei verschiedene Dinge: „Die Schuppen sind nun alle in parallele Reihen gestellt, die sich von vorn nach hinten folgen, und zwar ist jede an ihrer vorderen Seite an eine Längsleiste befestigt, welche durch ihr gegenseitiges Zusammenstoßen eine vollständige Längsleiste bilden, die die ganze Höhe der einzelnen Schuppenreihen durchsetzt." [Pictet (1854) hat ihn denn auch offenbar in dem angedeuteten Sinne mißverstanden.] Daß Wagner das Richtige gemeint hat, geht erst aus den Worten hervor, mit denen er in der zweiten Abhandlung 10 Jahre später diesen Text verbessert: „Ich habe zuerst nachgewiesen, daß diese Reife nicht dem inneren Skelett angehören, sondern der Schuppenbedeckung, indem sie nämlich zum Ansatz der Schuppen dienen oder vielmehr aus der Ineinanderfügung der vorderen Ränder der Schuppen hervorgehen und dadurch gegliedert werden." Jedenfalls muß aber der Prioritätsanspruch, der nur auf Unkenntnis der Arbeiten von Egerton und Williamson beruhen kann, zurückgewiesen werden. Übrigens spricht er später (1863, S. 30) irrtümlich wieder von erhöhten Leisten am Hinterrande.

Auch Quenstedt (1852) erkannte den richtigen Sachverhalt: „Die Schuppen sind nur hinten dünn, vorn dagegen haben sie eine sehr dicke, grätenartige Leiste", drückt sich aber ebenfalls unklar aus in den Worten: „Da der dünne Schuppenrand sich außerordentlich eng an die Leiste anschmiegt, so erkennt man außen oftmals kaum den Umriß der Schuppen." Indessen gibt er (Tafel. XIX, 2 a) die Abbildung einer einzelnen Schuppe, die nicht gut mißdeutet werden kann.

Thiollière (1854) kannte die Egertonsche Arbeit und übernahm ihre Resultate ohne Änderung. Sein Ausdruck für die Verbindung der Schuppen untereinander lautet: „en bec de flûte", die leistenförmige Verdickung nannte er: „les nervoures en relief du bord anterieur."

Osk. Fraas (1855) konnte bei seinem Nusplinger Exemplar von *Gyrodus* (vermutlich *circularis*) bereits die drei Schuppentypen unterscheiden: 1) feingekörnte, rundliche an Hals und Gesicht, 2) drei-

eckige, scharf punktierte, die mit der Spitze nach unten zwischen den Längsreihen des Körpers an Rücken und Bauch ziegelartig eingefügt sind und 3) die großen rhombischen des Rumpfes mit feiner rhombischer Zeichnung, die in 20 Längsreihen zu je 12—20 Schuppen die Seiten des Tieres bedecken und sich mittels eines Zapfens oben und eines Ausschnitts unten am Vorderrande fest ineinanderfügen.

Heckel aber, dem die einschlägige Literatur wohl bekannt war, stellte noch 1856 in bewußtem Gegensatze zu den andern Autoren seine irrtümliche Theorie von den „Kiel- und Firstrippen" auf. Sie bildet den schwächsten Teil seiner sonst geradezu vorbildlichen Arbeit, zumal auch hier der Wortlaut an bedauerlicher Unklarheit leidet. Soviel ich aus dem betreffenden Abschnitt zu entnehmen vermag, wird zwischen gegliederten einpaarigen Firstrippen einerseits und ungegliederten Kiel- und mehrpaarigen Firstrippen anderseits unterschieden. Für erstere wird die Deutung als „integrierende Teile der Schuppen selbst" anscheinend zugelassen, der Name Firstrippen aber seltsamerweise beibehalten, für letztere bleibt jedoch die Theorie der „eigentümlichen Hautrippen" bestehen, obwohl die Existenz der Schuppen an ihr Vorhandensein gebunden sein soll. Schließlich ist dann wieder von der „Auflage" der Schuppen auf die eigentümlichen „Stäbchen" die Rede, so daß ich fast zweifeln möchte, ob der verdiente Gelehrte, durch Wagner's Worte irregeleitet, die so klaren Ausführungen Egerton's überhaupt verstanden hat. Außerdem ist mir durchaus rätselhaft, welche Gebilde er als „mehrpaarige Firstrippen" aufgefaßt hat. Höchstens könnte es nach seiner Abbildung von *Palaeobalistum orbiculatum* Blainv. auf Taf. X scheinen, als habe er die scharfkantigen, stark skulpturierten Schuppen, die in je einer Reihe Rücken- und Bauchseite bedecken, mit dem mannigfachen Gewirr schlecht erhaltener Rippen, Schuppenränder, vielleicht auch Dornfortsätze in einheitliche Beziehung gebracht. Daß er die Gliederung der Schuppenreihen nicht in jedem Fall wahrnehmen konnte, ist verständlich bei dem innigen Ineinandergreifen der Verbindungsstücke und bei dem Umstande, daß er auch die einheitliche, verknöcherte Bauchscheidewand für eine seiner „Kielrippen" gehalten hat. Da er indessen auch die ausgezeichnete Münchener Sammlung genau kannte, ist es fast unverständlich, wie ein so sorgfältiger und scharfblickender Beobachter in seinem Irrtum so weit gehen und so starr daran festhalten konnte.

Winkler (1860) zitiert die betreffenden Abschnitte von Wagner, Egerton und Heckel im Wortlaut, um ihren Ansichten seine eigenen anzuschließen. Er glaubt einen neuen Beweis für die Zugehörigkeit der „osselets en question" zum Außenskelett darin erblicken zu können, daß an seinem *Gyrodus dichactinius* ein „renflement musculaire" sich zwischen ihnen und den Dornfortsätzen befindet (aus der Abbildung geht nicht hervor, was gemeint sei). Er widerspricht daher, wenn auch nur zögernd, Agassiz, behält aber den irreleitenden Ausdruck „osselets en V" bei und erklärt innerhalb eines Satzes, daß er sie mit den drei zitierten Autoren für „une partie du squelette tegumentaire" halte, und daß sie „entre la peau et les muscles" gelegen wären. Von irgend welchen Beziehungen zu den Schuppen ist bei ihm gar nicht die Rede. Also auch hier muß zweifelhaft erscheinen, ob er die angeführten Stellen selbst verstanden hat.

Wie bereits erwähnt, läßt der Wortlaut der zweiten Wagnerschen Arbeit (1861) keinen Zweifel mehr, daß er die Beschuppung richtig erkannt hatte. Um so unbegreiflicher und bedauerlicher ist aber, daß er, anstatt den Irrtum Heckel's nun aufzudecken, vielmehr auf dessen Abhandlungen verweist. Den ausdrücklich von jenem aufrecht erhaltenen und betonten Unterschied zwischen integrierenden Teilen

der Schuppen selbst und „eigentümlichen Hautrippen“ übersieht er durchaus, muß also seinerseits wieder Heckel mißverstanden haben, und die Verwirrung ist nunmehr vollständig.

Egerton sah sich daher 1869 in einem zweiten Aufsatz genötigt, noch einmal ausdrücklich auf seine früher gegebene, inzwischen vielfach mißverstandene oder unbeachtet gebliebene, aber auch mehrfach bestätigte Deutung zu verweisen. [Dafür findet sich jetzt bei ihm die auffällige Bemerkung, daß die Befestigung der Schuppen einen bedeutenden Unterschied von fast (!) allen Ganoiden darstelle].

Vetter (1881) machte zum ersten Male auf das doppelte Schleimkanalsystem am Rumpfe aufmerksam: parallel der Seitenlinie läuft ein zweiter Kanal dicht unter dem Rücken gegen die Dorsalflosse hin. An einer bestimmten Stelle oberhalb der Afterflosse glaubte er ferner einen Übergang der rhombischen Schuppen zur Trapezgestalt wahrzunehmen und schloß daraus auf eine noch unbekannte innere Beziehung.

Zittel's (1887—90) Ausdruck „innere, dem Vorderrande parallele Leisten“ läßt ebenfalls nicht recht erkennen, daß der verstärkte Vorderrand selbst mit der Leiste identisch ist. Der übrige Text und die gute Abbildung einer Schuppe von *Gyrodus titanius* (= *circularis*) bewahrt jedoch vor Mißverständnis. Die Leisten seien bei den Pyknodonten extrem stark, aber eine Eigentümlichkeit nur insofern, als sie außer dem oberen Stachel auch einen unteren aussenden. Die Abbildung von *Gyrodus macrophthalmus* gibt über die Verteilung der Schleimkanäle am Kopfe Aufschluß.

Smith-Woodward (1895—96) übernimmt den Ausdruck „vertical inner rib“ des Vorderrandes. *Mesturus* nimmt nach ihm dadurch eine Ausnahmestellung ein, daß die übereinander gelegenen Schuppen einer Reihe mit gezackten Nähten ineinandergreifen, daß wenige kurze, eingeschaltete Dorsal- und Ventralreihen auftreten und daß die Schuppen mit der gleichen Körnelung skulpturiert sind, die man am ganzen Kopf, auch auf den Operkularplatten und am Unterkiefer wahrnimmt.

Über die wahre Natur der „Schuppenreifen“ kann nach dem Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung an *Gyrodus* (s. S. 151) keinerlei Zweifel mehr bestehen. Im Prinzip darf bei den übrigen Pyknodonten der gleiche innere Aufbau der Schuppe vorausgesetzt werden. Die wesentlich abweichende Struktur bei *Platysomus*, von der Williamson berichtet, spricht nur gegen Einreihung dieser Gattung in die Familie der Pyknodonten.

Die starke Ausbildung des Vorderrandes und die Art der Schuppenverfestigung durch doppelte Zapfen stellt, wie Zittel bemerkt, nur einen graduellen Unterschied gegenüber anderen Ganoiden dar. Eine Verwachsung der Schuppen in „jagged sutures“, wie sie Smith-Woodward bei *Mesodon* darstellt, ist eine Unmöglichkeit: sie würde das Tier zur Unbeweglichkeit verurteilen. Eine Eigentümlichkeit der Pyknodonten unter den näher stehenden Formen besteht indessen in der Anordnung der Schuppen. Neben den stark hervortretenden Dorsoventral-Reihen bilden die freiliegenden Unterränder der Schuppen wellenförmige Linien, die schräg vorwärts und abwärts verlaufen (s. Taf. XI, 1). Die übrigen Ganoiden weisen statt dessen in der Regel horizontale Reihen auf. Auch hierin schließt sich *Platysomus* nicht den Pyknodonten an.

Einige selbstverständliche Unregelmäßigkeiten innerhalb der Reihen finden nur an den Durchbrechungen des Panzers durch die paarigen Extremitäten statt, wo die rhombischen Schuppen des

Rumpfes in die Cykloidform übergehen. (Siehe die Wagnersche Abbildung von *Mesodon macropterus* 1851, Taf. IV, 2 und nebenstehende Zeichnung nach demselben Exemplar, Fig. 8). Ich kann nur annehmen, daß Vetter's Bemerkung über Trapezformen sich auf die Stelle der nicht erhaltenen Bauchflosse bezieht. Der Übergang der Rhombenform in die Cykloidschuppen am Kehlrand ist ein allmählicher.

Fig. 8. Unregelmäßige Schuppenreihen bei *Mesodon macropterus*.

Bei den Gattungen jedoch, die nur auf der vorderen Hälfte des Rumpfes Schuppenreifen zeigen, fehlt in der Regel auch die zarte Beschuppung der Kehl- und Wangenregion. Dadurch erhält bei *Pycnodus*, *Microdon*, *Mesodon* und *Stemmatodus* die Schnauze ein fast schnabelartiges Aussehen, bei *Gyrodus*, *Mesturus* und *Palaeobalistum* bleibt der wahre Anblick des Kehlrandes gewahrt. Schon hieraus dürfte hervorgehen, daß die Schuppenbekleidung der Teile des Körpers, an denen nicht einmal die Spuren der verdickten Vorderränder im Gestein zuückgeblieben sind, nur zu zart für die Erhaltung war. Auch die ganz beschuppten Gattungen zeigen am Hinterleibe eine schwächere Ausbildung der Schuppen. Eine vermittelnde Stellung zwischen den beiden Gruppen nimmt *Mesodon* ein. In der Münchener Sammlung fand ich drei unverkennbar zu *Mesodon* gehörige Stücke; bei einem von ihnen war die Beschuppung deutlich am ganzen Körper sichtbar, beim zweiten wenigstens durch schwache Abdrücke angedeutet, beim dritten, einem unausgewachsenen Tier, fehlte sie auf der hinteren Körperhälfte ganz. Besonders scharf setzt die kräftige Panzerung des Vorderrumpfes bei dem Münchener Exemplar von *Mesodon macropterus* (s. Wagner 1851, Taf. IV, 2) und bei dem von Fricke (1875, Taf. I) abgebildeten *Mesodon granulatus* nach hinten ab. Nur eine kräftige Schwimmbewegung kann einen so ungewöhnlich starken

Unterschied in der Ausbildung des Schuppenkleides bedingt haben. Offenbar war die Schwimmmuskulatur in der Mitte des Körpers am kräftigsten entwickelt, denn die 1—3 letzten Schuppenreihen (selten mehr) sind zuweilen nur am oberen oder an beiden Enden erhalten, was Agassiz und Heckel in der Deutung als „osselets en V“ noch bestärkt haben mag. Die Grenze zwischen erhaltungsfähiger und nicht erhaltungsfähiger Beschuppung verläuft daher nicht geradlinig, sondern in einem rückwärts offenen Bogen. Keinesfalls ist die Annahme einer bloßen Hautbedeckung für den Hinterleib und die Kehlregion bei der sonst so soliden Schuppenpanzerung zulässig.

Ziemlich konstant und innerhalb der einzelnen Gattungen charakteristisch sind die Zahlen für die erhaltenen Schuppenreihen. Ich zähle an verschiedenen Exemplaren und Abbildungen (die Zahlen in Klammern bezeichnen die unvollständigen Reihen):

bei *Pycnodus gibbus* 8 bis 8 (+ 2), *platessus* 7 (+ 1) bis 7 (+ 2) Schuppenreihen,
bei *Microdon elegans* 13 (+ 1) bis 13 (+ 3) Schuppenreihen,
bei *Stemmatodus rhombus* 9 (+ 1) bis 9 (+ 3) Schuppenreihen,
bei *Mesodon macropterus* 11 (+ 1) bis 11 (+ 2) Schuppenreihen.

Die Anzahl der Kiel- und Firstschilder ist streng an die der Schuppenreihen zwischen Kopf und unpaaren Flossen gebunden. Ihre Anordnung und Lage erinnert lebhaft an die Rücken- und Bauchschilder der *Accipenseridae* und *Hoplopleuridae* (= *Dercetiformes*). Ihre Gestalt dürfte an geeignetem Material gewiß gute Gattungs- und Art-Merkmale ergeben, doch ist der Erhaltungszustand selten günstig, da die scharfen Zacken und Kanten leicht abbrechen. Den mit einer Reihe spitz ausgezogener Körnchen versehenen Schildern von *Gyrodus* stehen bei *Pycnodus* solche entgegen, welche auf ihrem Rücken einen einzigen sehr starken Vorsprung haben: seine obere Kante ist glatt und der Rückenlinie parallel, vorn und hinten läuft er in je eine scharf markierte Spitze aus. Bei *Palaeobalistum Ponsortii* bildet Heckel (1856, Taf. XI) zwei ähnliche Zapfen, aber ohne Verbindungskante ab. Zuweilen scheint die nach vorn gerichtete Spitze am Rücken, die rückwärts gewandte am Bauch allein entwickelt zu sein (siehe Heckel 1856, Taf. X: *Palaeobalistum orbiculatum*).

Einen dorsalen Schleimkanal konnte ich außer bei *Gyrodus* auch bei *Microdon* und *Mesodon* beobachten.

Kapitel II.

Das Rumpfskelett

ist trotz einiger sehr typischer Eigenarten verhältnismäßig recht wenig kompliziert, sein Studium wurde indessen dadurch erschwert, daß die starke Beschuppung es entweder gar nicht sichtbar werden ließ oder mit ihren quer darüber fortlaufenden „Reifen“ die Klarheit des Bildes beeinträchtigte.

Agassiz (1833—43) war in dieser Hinsicht noch ziemlich wenig unterrichtet. Was er über das Innenskelett sagt, bezieht sich größtenteils auf die irrtümlich angenommenen, den „osselets en V“ der Clupeiden analogen Gräten vor den unpaaren Flossen. Ein wichtiges Charakteristikum kannte aber schon er: die knöcherne Verbreitung der Apophysen, die eine Scheidewand zwischen den beiderseitigen Muskeln bildete und nach dem hinteren Teile des Körpers an Ausdehnung gewinnt. In der Vorrede des zweiten

Bandes erwähnte er, daß die meisten Pyknodonten keine verknöcherten Wirbel besaßen, sondern die Chorda persistent beibehielten.

Heckel machte im Jahre 1850 die ersten Untersuchungen und auf einer zweimonatlichen Studienreise nach München, Verona und Padua die glänzenden Entdeckungen auf dem Gebiet der Ausbildung der Wirbelsäule bei fossilen Ganoiden und Teleostiern. Für diese Arbeit von besonderem Interesse ist, daß *Platysomus* aus dem Zechstein nur knöcherne Dornfortsätze hatte, die reiterartig auf einer nackten Chorda aufsaßen, die jurassischen Pyknodonten bereits „getrennte Halbwirbel" und die tertiären „ringförmig verbundene Halbwirbel" besaßen (S. 144 und 365). „Getrennte" Halbwirbel nennt Heckel die verknöcherten Schilder an der Basis der Apophysen, die beiderseits von oben und unten die Rückensaite bedecken, aber in der Mitte noch frei lassen, „ringförmig verbunden" sind sie, wenn die Schilder durch gezackte Nähte von oben und unten ineinander greifen und so einen Ring um die noch ungegliederte Chorda bilden. Mit diesen Halbwirbeln sind „einröhrige, zwischen festansitzenden Wirbelbögen eingekeilte Dornfortsätze" verbunden. Ein zweiter Unterschied zwischen jurassischen und tertiären Pyknodonten besteht in der Anzahl der Gelenkfortsätze, die bei den ersteren einfach sind, bei letzteren zu 2—7 kammförmig ineinandergreifen.

Wagner (1851) erklärte in einfacher Weise den sogenannten „Bauchgurt", der die Bauchhöhle gegen die Schwanzregion abschließt, indem er ihn mit dem analogen Knochenstück bei *Zeus faber* verglich, äußerte auch nicht den geringsten Zweifel daran, ob er paarig sei. Wunderbarerweise hat dieser Knochen späteren Autoren vielfach Schwierigkeiten bereitet und zu den verschiedensten Deutungen Anlaß gegeben. Ferner macht Wagner auf die zuweilen vorkommende Spaltung der Dornfortsätze aufmerksam und gibt die Zahl der Wirbel bei *Gyrodus circularis* auf 25 oder nur wenig darüber an. Als wichtiges Kennzeichen erwähnt er, daß die Wirbelsäule bei *Gyrodus* in zwei Drittel Höhe des Körpers, bei den übrigen Gattungen in der Mitte verläuft.

Thiollière (1854) wies noch einmal ausführlich darauf hin, daß, im Gegensatz zu der gewöhnlichen Ausbildung, bei den Pyknodonten eine intermuskuläre, lamellenförmige Verbreiterung an den oberen und unteren Apophysen stattfände, an den Flossenträgern dagegen fehle. Die Frage, ob die Apophysen hohl seien (Heckel's „einröhrige Dornfortsätze"), glaubt er nach seinen Befunden an *Pycnodus Sauvanausi* negativ beantworten zu müssen, wodurch die Pyknodonten in einen Gegensatz zu allen gleichaltrigen Ganoiden und den „Esturgeons" gestellt würden. Doch beobachtet auch er eine Abplattung und Spaltung am oberen freien Ende. In dem zweiten, nach seinem Tode herausgegebenen (1873) Teile des Prachtwerkes finden sich folgende Zahlenangaben für *Gyrodus*: 14 apophyses nuchales, 12 dorsales, 3 sur le pedicule de la queue, also 29 obere Dornfortsätze, sowie 14 oder 15 Rippenpaare und nicht mehr als 10 untere Apophysen. Die Flossenstrahlen sind sämtlich gegliedert, mit Ausnahme des Schwanzes aber alle Flossen ziemlich schwach.

Heckel (1856) ergänzte in der speziellen Abhandlung über die Pyknodonten seine früheren Ergebnisse in einigen Punkten (S. 8—9 und Taf. I, 2—5). Danach besteht eine große Ähnlichkeit zwischen den Halbwirbeln der Pyknodonten und den knorpeligen Wirbelbögen der Störe. Die ersten Wirbel sind allerdings von einer zusammenhängenden knöchernen Röhre hinter dem Kopfe umfaßt. Die Apophysen sowohl wie die Flossenträger sind von einer nach dem freien Ende zu sich erweiternden „Markröhre" durchbohrt, so daß an den Enden die Knochenwand dünner wird und im fossilen Zustand

oft durch Druck gespalten erscheint. Zuweilen sind zwei aufeinanderfolgende Wirbelbögen miteinander zufällig verschmolzen und die Dornfortsätze sogar noch durch einen horizontalen Seitenast verbunden. Die angeführte Zahl von 31—41 Neurapophysen scheint mir sehr hoch gegriffen. Sehr treffend und anschaulich sind dagegen auch die Ausführungen über die Flossen und ihre Verbindung mit den übrigen Skeletteilen.

Vetter (1881) bemerkte bei *Gyrodus* an den letzten Apophysen eine leistenartige Verstärkung der intermuskulären Lamellen und glaubte, daß die Erscheinung von den früheren Autoren als Spaltung der Dornfortsätze aufgefaßt worden sei, übersah dabei aber, daß beide Beobachtungen richtig sind und nebeneinander bestehen. Das Becken fand er in einem graden, vorwärts bis unter die Brustflossen sich erstreckenden Stab. An der Brustflosse selbst beobachtete er 6—7 Radialia und bei *Gyrodus titanius* 26 bis 28 Flossenstrahlen.

Zittel (1887/90) weist einen Unterschied in der Form des „Bauchgurts" bei *Gyrodus* und *Microdon* auf: bei ersterem sei er nach vorn gekrümmt, bei letzterem ein „stabförmiger, grader Knochen, welcher am unteren etwas verdickten Ende einen Fortsatz nach vorn und hinten sendet."

Smith-Woodward (1895) spricht von diesem Bauchgurt immer noch als von einem problematical arched bone bei *Gyrodus* und zweifelt sogar, ob er nicht bei anderen Gattungen paarig ausgebildet sei. *Gyrodus* und *Palaeobalistum* zeichnen sich durch eine noch weiter gehende Vermehrung der lamellenförmigen Verbreiterung aus, die auch am hinteren Rande der Apophysen und selbst an den Rippen auftreten sollen.

Hauptsächlich durch Heckel's vortreffliche Untersuchungen ist das Bild des Rumpfskeletts soweit gefördert, daß wesentlich Neues darüber kaum mehr zu erwarten ist. Ich kann mich daher auf wenige Bestätigungen und Ergänzungen des Bekannten beschränken.

Der Schultergürtel zeigt im wesentlichen überall die gleiche Konstruktion. Bei *Pycnodus* findet sich nur insofern ein Unterschied von *Gyrodus*, als das untere Ende der Clavicula abweichend gestaltet ist (s. Fig 9). Der nach hinten heraustretende Vorsprung an der Basis der Brustflosse ist stärker ausgeprägt, hat mehr horizontale Richtung und setzt sich nach vorn in einen konvexen statt, wie dort, konkaven Unterrand fort, so daß die schaufelförmige Verbreiterung ein wesentlich anderes Aussehen erhält.

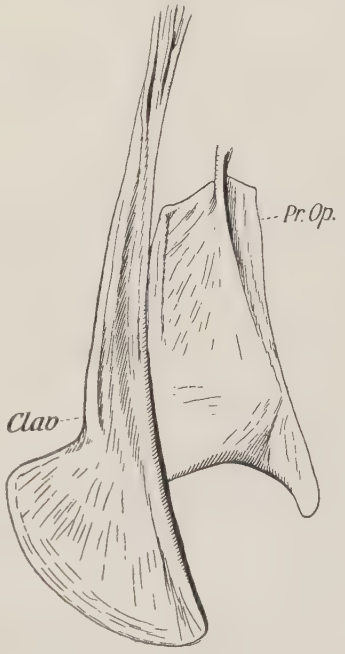

Fig. 9. Schultergürtel von *Pycnodus*.
Clav. = Clavicula, Pr. Op. = Praeoperculum.

Auch in der Form der mit dem unglücklichen Namen „Bauchgurt" von Wagner bezeichneten,

verknöcherten Bauchscheidewand lassen sich generische Unterschiede erkennen. Dem gekrümmten Knochenstück bei *Gyrodus* und im schwächeren Maße bei *Palaeobalistum* und *Mesodon* entspricht bei *Pycnodus*, *Microdon* und *Stemmatodus* der von Zittel erwähnte grade Stab, der am unteren Ende nicht spitz, sondern in eine kleine Verdickung ausläuft. Eine physiologische Bedeutung kommt aber der verschiedenen Gestaltung wohl kaum zu; die Funktion eines Schutzes für die davor gelegenen Leibesorgane gegen die Schwimmbewegungen kann in jeder Form erfüllt werden. Ich möchte indessen annehmen, daß an der Bildung dieses Knochens ursprünglich auch Flossenträger teilnehmen oder daß von diesen sogar die Verknöcherung der Bauchscheidewand ausgegangen ist. Nämlich nicht allein bei *Zeus*, sondern bei einer großen Zahl von lebenden *Actinopteri* finden sich ähnliche Bildungen. Stets aber dienen sie hier zum Ansatz und zur Stütze der ungegliederten vorderen Flossenstrahlen. Die Reste von Fulkren bei *Mesodon Hoeferi* aus der Trias und von ungegliederten vorderen Flossenstrahlen bei *Gyrodus circularis* lassen es nun als möglich erscheinen, daß auch bei den Pyknodonten die ursprüngliche Aufgabe des Knochenstücks eine andere gewesen sei und daß es erst nachträglich in dem Maße wie jene Hartgebilde der Flossen verloren gingen, zum Schutze der Leibeshöhle[1] stärker herangezogen wurde. Unter den Ganoiden steht meines Wissens das Vorkommen dieser Verknöcherung bei dem Pyknodonten vereinzelt da!

Ein gutes Unterscheidungsmerkmal, das bisher keine Beachtung gefunden hat, bieten die Flossenstrahlen. Bei *Gyrodus* wurde auf Verschiedenheiten in der Gabelung und Gliederung bei den vorderen und hinteren Strahlen, vor allem der Schwanzflosse hingewiesen. Bei *Mesodon* findet durchgehend eine starke Spaltung in 6—8 Teilstrahlen statt, kein Teil der Flosse ist kräftiger ausgebildet als ein anderer. Bei *Pycnodus* sind die wenig oder gar nicht gegabelten Strahlen weniger zahlreich als bei *Gyrodus*. Bei *Palaeobalistum* besteht nach Heckel's Abbildungen (Taf. II, 3 und Taf. X) ein höchst auffälliger Unterschied zwischen den beiden Arten *Palaeobalistum goedelii* und *Palaeobalistum orbiculatum*. Ersteres zeigt etwa die Ausbildung von *Pycnodus*, eine sehr weitgehende Verzweigung der Strahlen, letzteres dagegen hat nur ganz schwach, an den Außenseiten der Schwanzflosse viele gar nicht gegabelte Strahlen, und übertrifft in dieser Beziehung noch *Gyrodus*. Ich möchte aber an der Zugehörigkeit des *orbiculatum* zur Gattung *Palaeobalistum* Zweifel äußern: Die Schuppenreifen sind auf die vordere Hälfte des Rumpfes beschränkt und das Stück stammt aus dem Eocän des Monte Bolca, dem Hauptfundort von *Pycnodus*, während alle andern bisher beschriebenen Arten der Kreide angehören.

In der Rücken- und Afterflosse findet keine starke Teilung der Strahlen statt. Außer dem beschriebenen Befund bei *Gyrodus circularis* ist eine Spaltung in vier Teilstrahlen bei *Mesodon* das Höchste, was ich in dieser Beziehung beobachten konnte. Bekannt ist, daß diese Gattung sich durch einen besonders breiten, dicht geschlossenen, aber zarten Flossensaum auszeichnet; die Strahlen der Dorsal- und Analflosse sind durchweg sehr lang, der Außenrand der Flossen ist daher im Gegensatz zu allen anderen Gattungen nach außen konvex. Die einzige bekannte Art aus der Trias, *Mesodon Hoeferi*,

[1] Unmittelbar vor dem unteren Ende der Bauchscheidewand lag die Afteröffnung. Das geht — falls es einer Bestätigung bedarf — aus einigen *Pycnodus*-Resten von Monte-Bolca hervor, bei denen der Darmtraktus im Abdruck erhalten ist. Diese Erscheinung gehört ja bei den dortigen Fischen nicht zu den Seltenheiten. Der Darm tritt unter der Brustflosse aus dem Kopfe hervor und zieht sich in zwei großen Windungen durch die Leibeshöhle. In der Mitte scheint er um ein Geringes erweitert.

soll eine äußerst geringe Anzahl von Analstrahlen aufweisen und allein von allen Pyknodonten Spuren eines Fulkrenbesatzes tragen (Kramberger 1905, S. 219).

Die Gabelung der Schwanzflosse bei *Gyrodus* steht unter den Pyknodonten vereinzelt da, die Lage der Wirbelsäule in $^2/_3$ der Körperhöhe hat er mit *Mesturus* gemein.

Die Anzahl der Strahlen in den einzelnen Flossen scheint, wie aus der Übersichtstabelle auf S. 199 hervorgeht, unter den Gattungen erheblichen Schwankungen zu unterliegen. Doch reicht das mir bekannte Material nicht aus, um zu entscheiden, wieweit dabei Artunterschiede in Frage kommen. Speziell *Mesodon* zeigt in dieser Beziehung anscheinend wenig Beständigkeit.

Die Anzahl der Wirbel dagegen geht innerhalb der Pyknodonten nicht über die Grenzen 30 und 35 hinaus.

Auf Taf. XII sind die Abbildungen von Wirbelbögen und Apophysen der verschiedenen Gattungen zusammengestellt. Da nur je ein Exemplar jeder Gattung, dessen Erhaltungszustand gerade eine Beobachtung erlaubte, zu Grunde gelegt werden konnte, so werden im einzelnen die Typen sich noch vervollständigen lassen. Hinweisen möchte ich nur auf die beiderseitige Lamellenbildung bei *Palaeobalistum* und die seltsam regelmäßige Ausbuchtung der Ränder, in der sich wohl eine beginnende oder verschwindende Leistenverdickung ähnlich der von *Gyrodus* kundgibt.

Kapitel III.

Das Kopfskelett

ist bei sämtlichen Pyknodonten sehr selten günstig genug erhalten, um mehr als allgemeine Umrisse erkennen zu lassen, und wurde infolgedessen nur spät und recht unvollkommen in einzelnen Teilen bekannt. Nur die Mundknochen, die häufig gemeinsam mit den Zähnen gefunden werden, sind mit diesen zusammen häufiger beschrieben und erörtert worden, worüber in dem betreffenden Kapitel berichtet werden soll.

Agassiz's Rekonstruktionen geben über die einzelnen Teile des Schädels gar keine Auskunft. Er vermochte nur den Umriß des Kopfes wiederzugeben und auch der Text gewährt keinen näheren Aufschluß.

Quenstedt (1852) wies bei *Gyrodus* zum ersten Male auf die Kiemendeckelpartie hin, die ja sehr regelmäßig und deutlich sichtbar erhalten zu sein pflegt. Aber auch über sie wurde nicht sogleich Einstimmigkeit erzielt. Quenstedt glaubte nur das Operculum, dahinter mit gradem Rand anschließend die Scapula und Clavicula, sowie zwischen Unterkiefer und Operculum das Quadratum und unterhalb des Kiemendeckels 2 schmale Strahlen zu erblicken, von denen er nicht entschied, ob sie die Stelle des Sub- und Interoperculum verträten oder Kiemenhautstrahlen seien.

Thiollière (1854) gab eine Rekonstruktion des Kopfes von *Pycnodus*. Die ganze obere Gesichtspartie wird von einem großen Frontale eingenommen, das einen langen Stiel bis zur Nasenregion herabsendet und die Augenhöhle oben und durch einen Vorsprung auch vorn umgrenzt. Hinter ihm liegt in der Medianlinie ein Occ. sup., darunter das seitlich herausgedrängte Parietale und die Augenhöhle hinten abschließend ein Frontale posterior. An die beiden letzten grenzt eine Suprascapula, von der ein langer Stiel der Scapula abwärts steigt. Über dem Operculum bemerkt man eine Temporale, unter der Augen-

höhle ein seltsam gestaltetes „Sphenoïde", das einen langen Fortsatz bis in die Nasalpartie entsendet. Zwischen ihm und dem Frontale befindet sich in der Medianebene des Gesichts das „Ethmoïde". Dem Text nach zu urteilen, macht Thiollière Quenstedt's Scapula zum Operculum, sein Operculum zum Praeoperculum. An diesen Angaben werden nur wenige Veränderungen vorzunehmen sein.

O. Fraas (1855) nennt auffallenderweise bei seinem *Gyrodus* aus Nusplingen das Praeoperculum schmal, das Operculum breit. Sein Superoperculum dürfte höchstwahrscheinlich das kleine Hyomandibulare sein, das häufig über dem Praeoperculum sichtbar ist. Mit Clavicula und Humerus bezeichnet er die Teile des Schultergürtels. Richtig ist seine Angabe, daß der Skleroticalring zweiteilig sei. Er beobachtet zwar deutliche Nähte zwischen den stark gekörnelten „Suborbital-Platten", die sich „wulstförmig" um das Auge legen, aber nähere Bezeichnungen kann auch er über sie nicht geben.

Heckel (1856) taufte das Praeoperculum wieder in ein Suboperculum um und sprach als Praeoperculum ein Stück an, das „kurz von oben nach unten schief vorwärts gezogen, rückwärts flach und etwas flach gerandet" sein soll. Höchstwahrscheinlich meint er wieder das Hyomandibulare.

Auch Vetter (1881) konnte, wie Quenstedt, ein Praeoperculum und Hyomandibulare unter den Schüppchen der Wangenregion nur vermuten.

Zittel (1887/90) gab das erste klare und ausgezeichnete Bild vom Kopfe eines *Gyrodus macrophthalmus* (Handbuch der Paläontologie, Bd. III, S. 239). Seine Bezeichnungen haben indessen bereits bei der Beschreibung von *Gyrodus hexagonus* (s. S. 160) eine wesentliche Veränderung erfahren. Auch er nahm nur einen einzigen Kiemendeckel an (mit dem er, was bei der innigen Verwachsung beider Stücke sehr verzeihlich ist, das Hyomandibulare in der Zeichnung vereinte). Dahinter und über der Clavicula erblickt er ein Supraclaviculare (die Scapula Quenstedt's, den Humerus von Fraas und das Operculum von Thiollière). Die Wangenknochen bleiben unter den Schuppen verborgen, doch erwähnt Zittel bemerkenswerterweise im Text „die seitlich hochansteigenden, konvergierenden und hinten mit dem Pterygoid zu einer inneren Seitenwand der Wangen verschmolzenen Gaumenbeine, das verlängerte, stabförmige Hyomandibulare . . ." Das Büschel knöcherner Strahlen am Hinterhaupt, in dem schon Heckel ein verknöchertes Sehnenbüschel erkannt hatte, hält er für eine „Stütze für das Schuppenkleid."

Smith-Woodward (1895 und 98) macht weitere Angaben nach gut erhaltenen Exemplaren von *Anomoeodus Willetti* und vor allem *Mesturus leedsi*. Bezüglich des Operkularapparates kommt er zu dem gleichen Ergebnis wie Thiollière und erkennt auch am oberen Ende des Praeoperculums das kleine Hyomandibulare an *Gyrodus* (Catalogue III, Pl. XVI, Fig. 2). In seiner Vertebrate Palaeontology (S. 103) macht er aber seltsamerweise bei *Mesturus* wieder eine unbestimmte „dermal plate above preoperculum" daraus. Da auch die Bezeichnung cheek-plate (in der Figur x und y) auf das Hyomandibulare und die vermeintliche Maxilla Anwendung findet, ist der Name „plates" für die Wangen und Kehlschuppen bei *Mesturus leedsi* wenigstens ohne Erläuterung zum mindesten irreführend. Bei *Anomoeodus Willetti* sowohl wie bei *Mesturus leedsi* wird je ein kleines, wenig sichtbares Knochenbruchstück als ein sehr reduzierter pterygo-quadrato-palatine arcade (auch pterygo-palatine arc. und pterygo-quadrate arc.) bezeichnet. Soweit man ohne Kenntnis der betreffenden Exemplare und nach den Befunden an *Gyrodus circularis* urteilen darf, handelt es sich vermutlich um das Ceratohyale. An der Schädelkapsel von *Mesturus leedsi* werden als membrane-bones angeführt die großen Frontalia über den Augen, hinter ihnen die Squamosa, in der Medianlinie eine weit vorgeschobene median ethmoidal plate (in der

ersten Abbildung posterior ethmoidal genannt) und dahinter anschließend das Supra-Occipitale (in der ersten Abbildung mit anderen als „supratemporals“ zusammengefaßt, bezw. unbezeichnet). Zwischen ihm und den Squamosa sind mehrere, sehr unregelmäßig begrenzte und nicht symmetrisch auf beiden Seiten angeordnete „plates in parietal region“ (in den Abbildungen x!) gezeichnet; von allen übrigen Pyknodonten wird jedoch hervorgehoben, daß stets nur ein Parietale jederseits vorhanden ist. Ich komme auf den Wert des „best known genus“ *Mesturus leedsi* für die Kenntnis des Schädeldachs noch zurück. Bei den Pyknodonten außer *Gyrodus* und *Mesodon* wird ein rückwärts gerichteter Fortsatz in der Mitte des Hinterrandes der Parietalia erwähnt, mit dem wohl das verknöcherte Sehnenbüschel (oder sein Ansatz) am Hinterkopf gemeint ist. In dem Werke von 1898 (S. 105) findet sich bei *Mesodon macropterus* noch ein langgestrecktes „mesethmoid“ zwischen Vomer und Auge angegeben, das nebst „postfrontale“ (sphenotic) und „supposed basisphenoidal“ die einzigen bekannten Teile des „chondrocranial elements“ darstellt.

Auch das hiesige Material gestattete noch nicht, über das Kopfskelett der verschiedenen Pyknodontengattungen vollständig Aufschluß zu geben. So ist es mir vor allem nicht möglich, über die Grenzen und die Lage der einzelnen Schädelknochen aller Gattungen Gewißheit zu erlangen. *Mesodon* läßt die gleiche Anordnung wie *Gyrodus* erkennen, doch verlaufen bei ihm die Nähte nicht einfach in geraden Linien, sondern greifen als zackige Suturen ineinander.

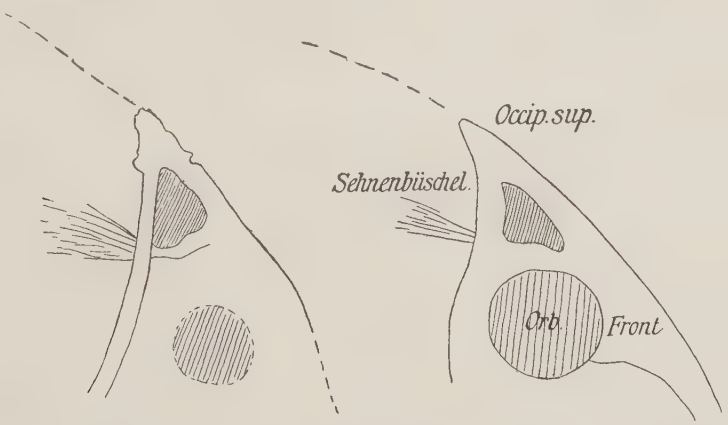

Fig. 10. Schädeldurchbruch bei *Palaeobalistum* (links) und *Pycnodus* (rechts).

Die Skulptur des Schädeldaches ist nirgends so stark ausgeprägt wie bei *Gyrodus*. *Pycnodus* zeigt nur schwache Körnelung. Die Oberfläche der einzigen triadischen Form *Mesodon Hoeferi* wird allerdings von Gorjanović-Kramberger (1905, S. 219) mit der von *Gyrodus* verglichen, im übrigen finde ich bei *Mesodon* nur Strahlen, die in den einzelnen Knochen von einem Mittelpunkte nach allen Rändern hin ausgehen (vergl. die Abbildungen von *Mesodon macropterus* bei Smith-Woodward und von *Microdon Wagneri* bei Thiollière).

Von Wichtigkeit ist die Existenz eines eigentümlichen Schädeldurchbruchs bei der tertiären Gattung *Pycnodus* und dem kretaceischen *Palaeobalistum* (s. Fig. 10): Die dreieckige Seitenwand der

Schädelkapsel weist oberhalb des Auges eine verhältnismäßig große, ebenfalls dreieckige Lücke auf, deren Ränder denen des Schädeldachs parallel laufen. Die untere Grenze wird regelmäßig durch die Ansatzstelle oder den vordersten Teil des Wagnerschen verknöcherten Sehnenbüschels am Hinterkopf gebildet. Sie neigt sich bei *Pycnodus* nach vorn ein wenig abwärts, bei *Palaeobalistum* aufwärts. Der Hinterrand steht fast vertikal, und die obere Begrenzung ist entsprechend dem Stirnrande des Schädeldachs etwas nach außen gewölbt. Die Ecken sind abgerundet. Am geringsten ist die Entfernung der Lücke vom Stirnrande, aber auch nach hinten und gegen das Auge bleibt nur ein verhältnismäßig schmaler Streifen. Ob hier ein Knochen, etwa das Parietale fortgefallen ist, ob wir es mit einem eigenartigen Organ zu tun haben oder welche Bedeutung diesem Schädeldurchbruch sonst zukommen mag, wird sich nicht feststellen lassen, bevor die umliegenden Knochenteile genau bestimmt sind. Bei einem in Platte und Gegenplatte erhaltenen *Pycnodus* der Berliner Sammlung liegt die Lücke auf beiden Seiten in gleicher Klarheit offen. Die Beobachtung an den hiesigen Stücken findet übrigens an sämtlichen früheren Abbildungen ihre Bestätigung, soweit überhaupt die in Frage kommende Partie erhalten ist. Das Münchner Exemplar von *Palaeobalistum Goedelli* aus der Kreide des Libanon und Heckel's Abbildung von *Palaeobalistum Ponsorti* (Taf. XI) beweisen deutlich die Erscheinung auch für diese Gattung (die Berliner Sammlung besitzt kein Exemplar von *Palaeobalistum*). Während aber jenes Sehnenbüschel auch bei anderen Gattungen vorkommt, fehlt der Schädeldurchbruch den übrigen Pyknodonten durchaus. Dieser außerordentlich wichtige Unterschied gibt auch ein neues erwünschtes Trennungsmerkmal zwischen *Pycnodus* und dem ihm äußerlich sehr ähnlichen *Microdon* an die Hand. Smith-Woodward's „there being no vacuity" trifft also auf die Pyknodonten nicht ausnahmslos zu. Unter rezenten Formen zeigt z. B. *Zeus* eine ähnliche Erscheinung in derselben Region des Hinterkopfs. Auch an die eigentümlichen Durchbrechungen des sonst einheitlichen Schädeldachs bei Siluroiden sei erinnert.

Ob die bei *Gyrodus* beschriebenen Übergangsfelder am Rande des Hinterhaupts bei den andern Gattungen nur sehr verschmälert sind oder ob sie ganz fehlen, vermag ich wiederum nicht zu entscheiden. Die Zuspitzung der Hinterhauptsecke dagegen ist durchweg zu beobachten, zuweilen scheint *Gyrodus* darin sogar noch weit übertroffen zu werden. Wenigstens bildet Thiollière einen *Mesodon* ab, bei dem das Hinterhaupt kopfstachelartig weit hinauf bis zur Rückenflosse ausgezogen ist. Um so auffälliger hebt sich die nach Smith-Woodward's Abbildung breitgewölbte Ausbildung bei *Mesturus leedsi* ab, zumal er selbst bei *Mesturus rugulosus* „an acute longitudinal ridge and elevated peak" erwähnt (1892, S. 240, Pl. IV, 2). Da aber bei dem zweiten abgebildeten Exemplar von *M. leedsi* (1896, pl. II, 1) nicht einmal die Frontalia in der Mittellinie aneinandergrenzen, da die „supratemporalia" und undefinierten „plates in parietal region" offenbar nichts als Bruchstücke sind, da ferner die Grenzen sehr viel klarer erscheinen, als man nach dem Texte erwarten sollte, so ist die Lithographie vermutlich fehlerhaft und kann für Vergleiche kaum herangezogen werden.

Die Basis der Schädelkapsel liegt fast nie frei. Jenes Londoner Exemplar von *Mesturus leedsi* ist der einzige Pyknodont, an welchem Parasphenoid und Basipterygoid beschrieben worden sind (Smith-Woodward 1892, S. 5—6 und pl. II, Fig. 1 a).

Der Zwischenraum zwischen dem stets verhältnismäßig sehr großen Auge und der Mundöffnung ist bei den andern Gattungen noch bedeutender als bei *Gyrodus*. Zwar macht sich in der Entwicklung bis zu der tertiären Gattung *Pycnodus* allmählich mit der Streckung des Körpers auch eine Zuspitzung

der Schnauze in gewissem Grade bemerkbar; aber das Verhältnis zwischen Kopflänge (Schnauzenspitze bis Chordaaustritt) und Körperlänge (Schnauzenspitze bis Chordaende) bleibt bei allen Gattungen ziemlich konstant 1 : 3. Die relative Erweiterung der Gesichtspartien ist daher vielmehr in einem entschiedenen Aufwärtsrücken des Auges begründet und geschieht auf Kosten der Gehirnkapsel.

Infolgedessen ist die Lage des Auges für die einzelnen Gattungen sehr charakteristisch. Die Entfernung des Augenmittelpunktes von der Schnauzenspitze beträgt bei *Gyrodus* kaum die Hälfte der gesamten Kopfhöhe (Schnauzenspitze bis Occipitalecke), bei *Pycnodus* reichlich zwei Drittel. Auch die Stellung des Auges zur Wirbelsäule bringt diesen Unterschied klar zum Ausdruck. Doch ist hierbei in Betracht zu ziehen, daß die Wirbelsäule bei allen Gattungen an sich etwas tiefer liegt, als bei *Gyrodus*, nämlich in halber Körperhöhe: während sie sich dort beim Eintritt in das Hinterhaupt etwas abwärts senkt, erfährt sie z. B. bei *Pycnodus* eine starke Beugung in entgegengesetzter Richtung. Bei *Gyrodus* liegt der Oberrand des Auges in gleicher Höhe mit den oberen Wirbelbögen, bei *Pycnodus* rückt der untere Augenrand an diese Stelle. *Microdon*, *Stemmatodus* und *Coelodus*, die mir nur in wenigen Exemplaren oder Abbildungen bekannt sind, scheinen in dieser Beziehung zwischen den vorigen zu vermitteln: Das Auge liegt annähernd genau in der Achse der Wirbelsäule. Bei *Mesodon* befindet sich der obere Augenrand in der Fortsetzung der unteren Wirbelbögen, also noch niedriger als bei *Gyrodus*. Allein hier rührt das von der eigentümlich tiefen Stellung des Kopfes überhaupt her; der Zwischenraum zwischen Auge und Mund bleibt relativ immer noch beträchtlich größer als bei jenem. Bei *Gyrodus* wurde schon auf den Schutz hingewiesen, der dem Auge aus seiner Entfernung vom Munde beim Abweiden des Meeresbodens erwachsen sein mag. Die Weiterentwicklung in dieser Richtung hat in der jüngsten Gattung *Pycnodus* ihren höchsten Grad erreicht.

Zugleich mag auch eine gesteigerte Kräftigung der Gaumenstütze in dieser Ausbildung der Wangenteile ihren Ausdruck finden. Wenigstens darf wohl bei der überall gleichartigen seitlichen Kompression des Kopfes und bei der offenbar gleichen Lebensweise aller Pyknodonten die innere Verwachsung der Entopterygoidea und benachbarter Teile nach Analogie von *Gyrodus* auch bei den übrigen Gattungen vorausgesetzt werden (vergl. die Abbildung des Gaumenstückes von *Mesodon Fourtaui* bei Sauvage 1902, Pl. XVII, 1). Zittel macht leider keine näheren Angaben über die von ihm konstatierte „innere Seitenwand" des Schädels und über das Material, an dem er diese wichtige Entdeckung machen konnte.

Die einzelnen Wangenknochen scharf gegeneinander abzugrenzen, ist mir nicht gelungen. Es ziehen häufig verschiedene Linien quer über diese Gegend des Gesichts, ohne daß man zu sagen vermöchte, ob und welche Knochen von ihnen begrenzt würden. Doch wird man die beiden hinter dem Auge nach unten heraustretenden, zum Oberkiefer hin divergierenden Leisten als die Grenzen des Entopterygoids ansehen dürfen, da sie dem bei *Gyrodus* genau entsprechen. In Thiollière's Abbildung vom Kopfe eines *Pycnodus* ist das in seiner Form ganz unwahrscheinliche „Sphénoide" vermutlich ein mangelhaft erhaltenes Stück dieser Art. In Egerton's Skizze von *Pycnodus pachyrhinus* ist der untere Teil des Frontale als Nasale bezeichnet. Das trifft vielleicht das Richtige, obwohl eine Grenze gegen das Frontale noch nicht festgestellt werden konnte.

Sehr groß ist der Unterschied in der Ausbildung des Operkularapparates zwischen *Gyrodus* und *Pycnodus*. Fanden wir dort zwei deutlich gesonderte Kiemendeckel vor, so liegt hier in

der Tat die Möglichkeit vor, daß der hintere, kleine ganz eliminiert ist. Wenigstens liegt mir in No. 32 ein Exemplar vor, an dem nur ein großer Knochendeckel deutlich sichtbar ist. In seiner Lage entspricht er genau dem Praeoperculum von *Gyrodus*, seine Form ist jedoch recht abweichend (s. Fig. 9, S. 175). Wir haben ein langgezogenes, fast rechteckiges Stück vor uns, das am oberen Ende auf der Außenseite ähnlich wie bei *Gyrodus*, in einen kurzen Stiel ausläuft und unten einen Fortsatz zur Verbindung mit dem Unterkiefer entsendet. Der Vorderrand ist, ebenfalls wie bei *Gyrodus*, fast gerade. Unter- und Hinterrand jedoch, die dort zu einem Bogen vereinigt waren, sind hier durch eine scharfe Ecke gegeneinander abgegrenzt. Der Unterrand ist ein wenig nach oben eingezogen und daher konkav. Die größte Breite findet sich bei *Gyrodus* in der Mitte, bei *Pycnodus* am unteren Ende des Knochens. Ein oberer Rand ist im Gegensatz zu *Gyrodus* klar erkennbar. Der Stiel faßte wohl, wie das entsprechende spitze Ende bei *Gyrodus*, unter das Hyomandibulare. Die Oberfläche des Knochens ist glatt. Das Operculum müßte, wenn es vorhanden ist, noch sehr viel schmäler sein als das von *Gyrodus* oder es ist in dem Praeoperculum aufgegangen und mit ihm zu einem Kiemendeckel sekundär verwachsen. Wir haben also hier den seltenen Fall, daß der ursprüngliche Hauptdeckel vom Vordeckel nach und nach verdrängt und ersetzt wird. Bei den jurassischen Gattungen *Mesodon* und *Mesturus* finden wir noch die gleichen Verhältnisse wie bei *Gyrodus*.

Kapitel IV.

Die Bezahnung.

Die Bezahnung hat lange Zeit als einziges bestimmendes Kennzeichen der Pyknodonten gegolten. Da die Zähne als das Widerstandsfähigste am besten und weitaus am häufigsten erhalten sind, trat die Kenntnis anderer Teile des Körpers ihnen gegenüber dermaßen zurück, daß bei der Begründung und ersten Einteilung dieser Fischgruppen die übrigen typischen Eigenschaften noch fast völlig unberücksichtigt bleiben mußten.

Agassiz (1833/43) hat denn auch die Bezahnung zur Namengebung der Familie verwandt. Die in regelmäßigen Reihen angeordneten Zähne und die feste Verankerung der Zahnwurzel im Kiefer dienten ihm zur Umgrenzung der Pyknodonten nach außen. Selbst als sich in einzelnen Fällen dieses Merkmal als völlig unzureichend erwies, ließ seine Autorität nur langsam und unvollkommen einen Wechsel in der Wertschätzung der Bezahnung eintreten. Im einzelnen haben sich jedoch die Beobachtungen des großen Gelehrten als außerordentlich genau und zutreffend herausgestellt. Über die drei wichtigsten seiner Pyknodonten-Gattungen finden sich bei ihm folgende Angaben:

Pycnodus: „les espèces à dents allongées en forme de fèves."

Microdon: „les espèces à dents oblongues ou subcirculares."

Gyrodus: „les espèces dont les dents sont circonscrites par un sillon circulaire ce qui leur donne l'aspect de grosses papilles cerclées."

Verteilung der Zähne im Kiefer:

Pycnodus:	auf jedem	Unterkiefer	3 oder 5,	Vomer	5,	Maxilla	0—1	Reihe.
Microdon:	„	„	„	4,	„	5,	„	1	„
Gyrodus:	„	„	„	—	„	5,	„	0—1	„

Als irrtümlich hat sich vor allem die Angabe einer bezahnten Maxilla erwiesen.

Wagner unterzog 1851 die Münchener Sammlung der Fische aus dem lithographischen Schiefer, die durch reichen Zuwachs und durch Präparation einiger Stücke seit Agassiz's Untersuchung wesentlich an Bedeutung zugenommen hatte, einer eingehenden Neubearbeitung. Hierdurch konnte er einige Ergebnisse Agassiz's ergänzen oder berichtigen, in der Deutung der Mundteile aber beging er Irrtümer, in die jener nicht verfallen war. Den von Agassiz richtig als Vomer angesprochenen Knochen erklärte er für die Maxilla und nahm daher für den Oberkiefer eine viel zu starke Bezahnung an; denn die Maxilla mußte ja doppelt vorhanden sein und außerdem glaubte er bei einem Exemplar auch noch am Gaumen 4 Zahnreihen sehen zu können. Somit ergaben sich für ihn im Oberkiefer von *Gyrodus* statt 5 im ganzen 14 Reihen! Für die eigentliche, von Agassiz als solche bezeichnete Maxilla blieb nun nur die Auslegung als eines „zur Schließung des Mundes" bestimmten Knochens. Dagegen übernahm er die Deutung des vorderen mit den Schneidezähnen bewehrten Knochenstücks als Praemaxilla. Betreffend *Pycnodus* gab er im Gegensatz zu Agassiz an, daß jeder Unterkiefer nicht 3 oder 5, sondern regelmäßig 4 Zahnreihen enthalte.

Thiollière (1854) gab in dem ersten Punkt, hinsichtlich des Vomers Agassiz recht, in der Frage nach der Zahl der Zahnreihen im Unterkiefer glaubte er sich Wagner anschließen zu müssen; doch bezeichnet er die Zahl 4 an einer Stelle nur als „le nombre normal chez les deux genres *Gyrodus* et *Pycnodus*." In der Maxilla Agassiz's sieht er irrigerweise ein Suborbitaire oder Transverse.

Sehr genaue und übersichtliche Angaben über das Gebiß der Pyknodonten machte Heckel 1856 in seiner ausgezeichneten Untersuchung über die fossilen Fische Österreichs. Nach seiner Darstellung wird die obere Bezahnung von dem Pflugscharbein (Vomer) und den mit ihm zu einem Knochenstück verschmolzenen Gaumenbeinen (Palatina) getragen. Die Kaufläche ist nach unten gewölbt, an den Seiten geradlinig, verbreitert sich nach hinten und setzt sich bei *Microdon* aus 3, sonst aus 5 Zahnreihen zusammen, von denen die mittelste die größten Zähne enthält. Vorn gegen die Gaumenplatte verschiebbar, schließen sich die Zwischenkiefer (Praemaxillen) an, die mit je einem schmalen, aufwärts gerichteten Stiel in entsprechenden Rinnen zwischen den Nasenbeinen sich bewegen. Ihnen entsprechen in der unteren Hälfte des Gebisses zwei dem Pyknodonten eigentümliche Vorkiefer (nach Zittel Dentalia, nach Lütken Praemandibula), die in gleicher Weise mit zwei abwärts gerichteten Knochenstielen in eine Aushöhlung des Unterkiefers sich einschieben. Zwischen- und Vorkiefer tragen in je einer einzelnen Querreihe die starken Incisiven, die bei *Gyrodus* konisch-spitz, bei den andern Arten meißelartig-breit ausgebildet sind. Die Unterkiefer bilden zusammen die kahnartige Vertiefung, in die der Gaumen sich einsenkt. Jeder von beiden trägt bei *Stemmatodus*, *Coelodus*, *Pycnodus* und *Palaeobalistum* 3, bei *Gyrodus* und *Microdon* 4 Reihen von Mahlzähnen. (Die Bezahnung von *Mesodon* ist nicht angegeben). Mit dem Zwischenkiefer war die als zahnlose, schwache Lamelle ausgebildete Maxilla fest verbunden. Wenn sich also der Mund schloß, so schoben Zwischenkiefer und Vorkiefer einander in ihre Furche zurück, erstere hoben zugleich die Maxillen, und unter diese schoben sich die Unterkiefer, die den Gaumen von beiden Seiten umfaßten, so daß der Mund seitlich vollkommen fest geschlossen wurde.

Pictet schloß sich in dem mit Jaccard gemeinsam herausgegebenen Werke (1860) ganz den Ansichten Agassiz's an, somit auch der Annahme einer bezahnten Maxilla. Nur bewies ihm ein Unterkiefer von *Pycnodus affinis* mit 7 Zahnreihen, daß die diesbezügliche Formulierung Agassiz's nicht mit

voller Strenge zu gelten hätte. Diese Arbeit zeichnet sich durch zahlreiche, wertvolle Abbildungen von Gebißstücken aus.

Wagner nahm in der zweiten Abhandlung 1861 seine früheren Deutungen der Mundteile zurück und bekannte sich zu den Ergebnissen Heckel's.

Lütken (1868) gab folgende Übersicht:

Microdon:	Im	Gaumen	3,	im	Unterkiefer	je	4	Reihen.	Hauptreihe	die	2.	von innen.
Gyrodus:	„	„	5,	„	„	„	4	„	„	„	2.	„ „
Mesodon:	„	„	5,	„	„	„	5—7	„	„	die	äußerste.	
Coelodus: *Pycnodus:* *Palaeobalistum:* *Stemmatodus:*	„	„	5,	„	„	„	3	„	„	die	innerste.	

Egerton kam in zwei weiteren Aufsätzen (1869 und 1877) abermals auf die Frage zurück, wieviel Reihen von Zähnen die Unterkiefer bei den einzelnen Gattungen trügen. Er bestätigt im ganzen die Heckelschen Angaben, findet aber bei *Pycnodus* zuweilen 5, bei anderen sogar 6 Reihen.

Fricke (1875) beschrieb eine große Zahl von Gebissen aus dem oberen Korallenoolith und den Pteroceras-Schichten von Hannover und gab dazu zahlreiche gute Abbildungen. Wichtig ist vor allem die Angabe über die Art der Verwachsung von Vomer und Palatina (Taf. XIX, 4), die äußerst selten in den Einzelheiten zu erkennen ist.

Davis (1887) erwähnt unter einer Reihe von Fischen aus dem Libanon *Palaeobalistum* und irrtümlich *Microdon*. Dazu gibt er eine kurze Charakterisierung der Pyknodonten. Obwohl, wie aus Zitaten hervorgeht, frühere Autoren ihm nicht unbekannt geblieben sind, sieht er noch immer die Maxilla als bezahnt an.

Forir (1887 und 1888/89) lehrte den sehr interessanten *Anomoeodus* kennen, der die Agassizschen Zahntypen von *Pycnodus, Gyrodus* und *Microdon* in einem Kiefer vereinigt und neben der ungewöhnlichen Zahl von 7 Zahnreihen die mannigfachsten Unregelmäßigkeiten auch innerhalb der einzelnen Reihen aufwies.

Auch Smith-Woodward blieben die zuweilen vorkommenden Unregelmäßigkeiten in der Bezahnung nicht verborgen, doch erklärt er sie als Zeichen eines noch jugendlichen Alters. Erst allmählich solle seiner Meinung nach die Differenzierung der Zähne untereinander und ihre Anordnung in Reihen in dem Maße sich einstellen, wie Spleniale und Vomer am hinteren Ende anwachsen; die vordersten, einander sehr ähnlichen Zähne seien demnach die ältesten. *Athrodon* behalte das Jugendstadium persistent bei, von den bisher bekannten Arten zeige am häufigsten *Mesodon* die Tendenz, die Regelmäßigkeit der Zahnreihen zu durchbrechen. Die Bezahnung von *Anomoeodus* erklärt er als eine Degenerationserscheinung. Am Unterkiefer von *Mesturus leedsi* unterscheidet er ein angular, coronoid, dentary und splenial.

Was zunächst die am Gebiß beteiligten Knochen betrifft, so schließe ich mich den Heckelschen Ausführungen an bis auf die Annahme, daß die Maxilla mit dem Zwischenkiefer fest verbunden und die Zwischen- und Vorkiefer gegen das übrige Gebiß beweglich gewesen seien. Der Stiel der Maxilla fügt sich zwischen Praemaxilla und Palatinum ein, ohne mit einem von beiden eine knöcherne oder knorpelige Verbindung einzugehen. Sie ist am Fossil in der Regel aus ihrer Lage verschoben oder ganz verloren. Zwar liegen auch die Schneidezähne des Unterkiefers mit ihrer starken knöchernen Basis meist außer Zusammenhang mit den übrigen Knochen, doch würde die verschiedenartige Ausbildung zwischen der vorderen und hinteren Hälfte des Dentale, wie sie sich bei *Gyrodus* ergab, ein regelmäßiges Herausbrechen des Vorderteils zur Genüge erklären. Fig. 11 zeigt die Ansicht der Unterkiefer eines *Microdon* von der Unterseite, bei denen offenbar die Dentalia fest mit den angrenzenden Knochen verschmolzen sind. Auch Smith-Woodward's Abbildungen vom Unterkiefer des *Mesturus leedsi* entspricht den beschriebenen Verhältnissen bei *Gyrodus circularis* sehr genau. Die Funktion erfordert dort unbedingt einen festen Halt der Zähne, wie etwa bei *Anarrichas lupus*. Die Pyknodonten bieten also in dieser Beziehung nichts Ungewöhnliches.

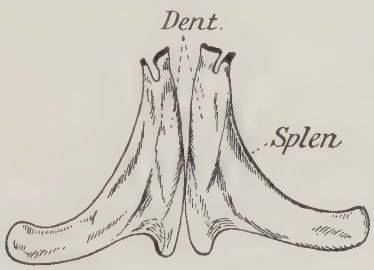

Fig. 11. Unterkiefer von *Microdon* von unten.

Die Anordnung der Mahlzähne in Reihen entspricht augenscheinlich einem Bedürfnis nach Raumersparung, das in einem schmalen Schädel wie dem der Pyknodonten leicht verständlich ist. Die breiteren Gebisse der *Lepidotus-* (*Sphaerodus-*) Arten ermöglichen eine freiere Verteilung, doch macht sich bei ihnen zuweilen eine Anordnung in Querreihen[1] bemerkbar, und da die Zähne keine ins Gewicht fallenden Größenunterschiede aufweisen, können gelegentlich z. B. bei dem von Fricke abgebildeten *Lepidotus laevior* (1875, Taf. IV, 1) und auf Fig. 12 sogar Quer- und Längsreihen gleichzeitig auftreten. Annähernde Verhältnisse kommen nun auch bei Pyknodonten vor. Im allgemeinen führt aber hier die Differenzierung zwischen den Zähnen einzelner Längsreihen zu erheblichen Unterschieden in der Zahnzahl der Reihen. Damit ist eine Aufrechterhaltung der Querreihen unmöglich gemacht. Die Raumersparnis wird häufig noch dadurch erhöht, daß die Zähne einer Reihe seitlich in die Lücken der Nachbarreihe einrücken.

Zwischen den Gebissen der Lepidotiden und Pyknodonten läßt sich daher eine scharfe Grenze ziehen, dagegen vermochten selbst so sorgfältige Beobachter wie Agassiz, der ausdrücklich vor Verwechslungen mit ähnlichen Gebissen warnte, und Münster nicht, an der Bezahnung Formen von den

[1] Auch in dem von Pictet abgebildeten Kiefer eines *Sphaerodus gigas* (1860, Tab. XVIII, [1]) wäre eine solche Zusammenfassung die ungezwungenere.

Pyknodonten zu unterscheiden, die sich später als ganz entfernt stehende Teleostier *(Pisodus, Phyllodus,* z. T. *Sphaerodus)* oder gar als Reptilien *(Placodus)* erwiesen. Um so befremdlicher muß es erscheinen, wenn noch Smith-Woodward Pictet's *Coccodus armatus* und Davis' *Xenopholis* nur der regelmäßigen Zahnreihen wegen den Pyknodonten einverleibt. Zwar die Gebisse könnten, wenn sie allein gefunden worden wären, kaum passender untergebracht werden (vielleicht gehört der von O. Fraas (1878) beschriebene, ebenfalls vom Libanon stammende *Gyrodus syriacus* hierher). Aber über die großen Verschiedenheiten im übrigen Körperbau darf um dieser Ähnlichkeit willen nicht hinweggesehen werden. Die Bezahnung ist bei allen Wirbeltieren ein Ausdruck für die Ernährungsweise, und diese kann unabhängig von allen verwandtschaftlichen Beziehungen leicht Übereinstimmungen schaffen, denen gegenüber ein gewisses Mißtrauen wohl am Platze ist.

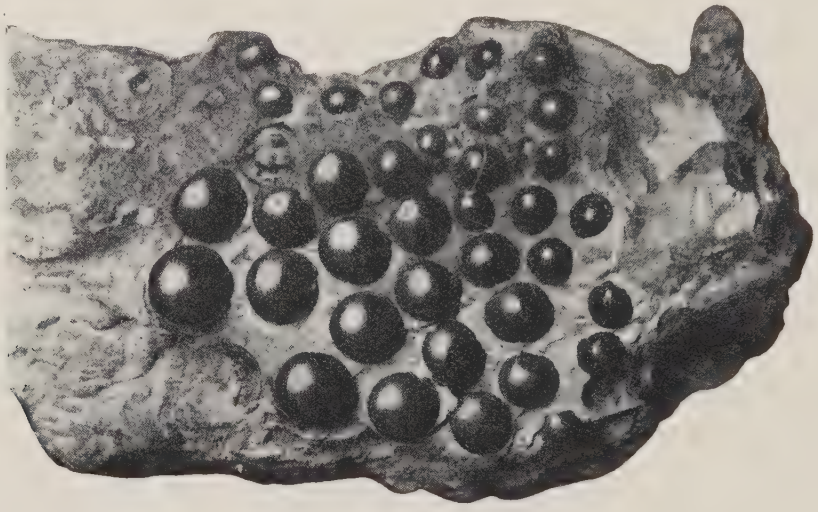

Fig. 12. *Lepidotus*-Gebiß.

Aber abgesehen davon, daß die Zahnreihen kein den Pyknodonten allein zukommendes Kennzeichen darstellen, ist die vielgerühmte Regelmäßigkeit dieser Anordnungsweise bei ihnen selbst häufig nur eine sehr angenäherte. Nur vermutungsweise indessen wird sich in jedem einzelnen Falle feststellen lassen, ob ein primitives Entwicklungsstadium oder eine sekundäre Degenerationserscheinung vorliegt, ob die volle Regelmäßigkeit nicht erreicht oder bereits überschritten wurde. Smith-Woodward's Erklärung durch jugendliches Alter läge zwar als Analogon zu der vorauszusetzenden phylogenetischen Erwerbung der Zahnreihen durchaus im Bereich der Möglichkeit; das sicherste Merkmal für das Alter eines Tieres, der Grad der Abkauung, kann aber für diese Behauptung nicht ins Feld geführt werden! Bemerkenswert ist indessen der Umstand, daß in kleinen, schmalen Gebißteilen, so vor allem in den Gaumenstücken, Unregelmäßigkeiten eine Seltenheit bilden.

Ein nachträglicher Zerfall darf wohl mit Gewißheit dann angenommen werden, wenn einige der länglichen Zähne durch 2 oder mehr kleinere ersetzt werden. Bei den schönen, als *Microdon* bekannt gewordenen Exemplaren vom Lindenerberg bei Hannover (Fricke 1876, Taf. XX, 12 und Heckel 1856, Taf. I, 7 a), in deren Mittelreihe abwechselnd ein größerer und zwei kleinere Zähne aufeinander

folgen, kann allerdings kaum von Unregelmäßigkeit gesprochen werden. Nicht selten finden sich indessen Kiefer, bei denen der Zerfall eines Zahnes in zwei lediglich durch Abkauung am Individuum selbst hervorgerufen zu sein scheint (vergl. Pictet 1860, Taf. XII, 4 a u. a. m.). In anderen Fällen wieder hat vielleicht eine gewisse Hypertrophie der auf Kosten der übrigen hervortretenden großen Zähne mit plötzlichem Zerfall in regellos zerstreute Zähnchen geendet, ein ähnlicher Vorgang, wie ihn Herr Professor Jaekel (1902) an *Selache maxima* nachgewiesen hat. In diesem Sinne könnte man mit Smith-Woodward bei *Anomoeodus* von Degeneration sprechen. Warum er bei *Athrodon* eine andere Erklärung vorzieht, ist nicht begründet.

Wie weit eine Regellosigkeit gehen kann, in der sich ein unverkennbar krankhafter Rückgang kundgibt, dafür besitzt die Münchener Sammlung den hervorragendsten Beleg in dem wertvollen Exemplar, das von Wagner als *Mesodon Heckeli* beschrieben wurde (1861, S. 69, Taf. I, 5). Das Gebiß ist heut vollständiger herauspräpariert. Ich gebe daher von ihm eine kurze Neubeschreibung. Es handelt sich um den — soweit mir bekannt — einzig dastehenden Fall, daß an einem sehr großen, recht vollständigen Exemplar eines Pyknodonten neben beiden Unterkiefern auch der Gaumen in situ ihre ganze Bezahnung aufweisen. Nur Vor- und Zwischenkiefer mit den Schneidezähnen fehlen. Wie bei Heckel's *Coelodus Saturnus* der rechte, so ist hier der linke Kiefer abhebbar, so daß man alle Zahnreihen bis auf die äußerste rechte des Gaumens, welche dem Beschauer abgekehrt ist, ohne Schwierigkeiten studieren kann.

Die Mittelreihe des Gaumens besteht aus 11 elliptischen, quer gestellten Zähnen, die links anschließende aus 15 kleinen. Die anderen Reihen sind nicht vollständig. Links sind 3, rechts 2 Nebenreihen sichtbar. Beiderseits zeigen sich im Gegensatz zu dem anfänglich graden Verlauf in den hinteren Partien Unregelmäßigkeiten, links sind sogar ausnahmsweise einmal zwei kleine nebeneinander liegende Zähne benachbarter Reihen zu einem größeren vereinigt.

Die beiden Unterkiefer gehören ohne Zweifel dem gleichen Gebiß an, sind aber einander durchaus nicht symmetrisch. Je eine Reihe zeichnet sich von den übrigen durch bohnenförmige, große Zähne aus, doch sind zwischen ihr und der Symphyse links eine, rechts zwei Nebenreihen eingeschaltet. Insgesamt finden sich links 6 Reihen mit erhaltenen Zähnen und zwei, wenn nicht drei weitere von Alveolen, die für die Pyknodontenbezahnung charakteristisch sind (vgl. S. 191), rechts 7 Reihen. Beide Hauptreihen beginnen vorn mit 4 kleinen, paarweis angeordneten Zähnchen, erst dann folgen die bohnenförmigen. Aber auch von diesen ist jederseits mitten in der Reihe einer in zwei Rudimente zerlegt, und zwar links der dritte, rechts der fünfte.

Die schwachen Skulpturreste einzelner Zähne erinnern, wie Wagner bemerkt, ein wenig an *Gyrodus*. Die große Zahl der Zähne, die Beschränkung der Schuppen auf den Vorderrumpf, vor allem aber die Länge sämtlicher Strahlen der Rücken- und Afterflosse lassen jedoch die Bestimmung als *Mesodon* durchaus gerechtfertigt erscheinen, der ja auch in der Größe außerordentlich variiert. Ich zweifle indessen nicht, daß nach der früheren üblichen scharfen Formulierung spezifischer Eigentümlichkeiten aus dem Gebiß dieses einen Individuums zwei oder drei getrennte Arten, wenn nicht Gattungen hergeleitet worden wären, wenn zufällig die einzelnen Kieferstücke versprengt und ohne den zugehörigen Körper aufgefunden wären.

Selbst wenn die Zahnreihen regelmäßig entwickelt sind, kommt doch ihrer Zahl bei den Pyknodonten nicht die Bedeutung für Abgrenzung von Gattungen und Arten zu, die sich z. B. in den Heckelschen und Lütkenschen Formulierungen aussprach. Ich wies schon innerhalb des Genus *Gyrodus* auf Abweichungen von der Normalformel hin, und anderswo finden sie sich noch häufiger. Die sehr auseinandergehenden Antworten auf die Frage, wieviel Zahnreihen *Pycnodus* besitze, vermag ich mir nur so zu erklären, daß die Zahl eben nicht konstant ist. Die Hauptschwierigkeit liegt hier darin, daß wir beim Studium des Gebisses auf isolierte Kieferstücke angewiesen sind, da die Pyknodonten ausnahmslos auf der Seite liegend erhalten sind und daher verhältnismäßig selten einen Einblick in die gesamte Bezahnung gestatten. Unter den ca. 50 Exemplaren der Berliner Sammlung, welche den Körper ganz oder teilweise erkennen lassen, befinden sich z. B. nur 5, die zugleich Aufklärung über die Anzahl der Zahnreihen geben, und auch davon ist nur eins vollkommen einwandfrei, wenigstens hinsichtlich des Unterkiefers. Es sind das nach dem beigefügten Verzeichnis (S. 207/208):

No. 2) *Gyrodus circularis*, 1 Unterkiefer mit 4 nicht ganz streng geordneten Reihen.
No. 18) *Gyrodus hexagonus*, beide Unterkiefer mit je 3 Reihen, doch ist das Vorhandensein einer vierten nicht ausgeschlossen.
No. 32) *Pycnodus platessus*, Gaumen mit 4 Reihen, denen sich höchst wahrscheinlich eine fünfte anschloß.
No. 42) *Microdon notabilis*, linker Unterkiefer mit 4 deutlichen Reihen; doch sind die übrigen Reste des Tieres zu mangelhaft, um die Art-Bestimmung als einigermaßen gesichert erscheinen zu lassen.
No. 41) *Microdon elegans*, rechter Unterkiefer mit 4 deutlichen Reihen.

Soviel ich aus den mir bekannten Beschreibungen und Abbildungen entnehmen kann, gestaltet sich der Prozentsatz auch in anderen Sammlungen nur ausnahmsweise etwas günstiger. Selbst Heckel hat seine Resultate nur dadurch erzielt, daß er die Befunde an einem oder wenigen Stücken auf eine ganze Gruppe verallgemeinern zu dürfen glaubte: von allen *Coelodus*-Arten z. B. zeigt allein *Coelodus Saturnus* (Taf. III, 1 und 2) deutliche Spuren der Bezahnung, und diese scheint Heckel außerdem falsch gedeutet zu haben. Die Unterkiefer haben offenbar je 5, nicht 4 Reihen getragen.

Doch auch die isolierten Gebißteile, aus denen sich so manche reiche Sammlung zusammensetzt, genügen bereits, um die Heckelschen Angaben von 3 oder 4 Reihen im Unterkiefer des Pyknodonten-Gebisses nur als Normal-Formel erscheinen zu lassen.

Das ausgezeichnetste hiesige Stück ist in dieser Beziehung ein rechter Unterkiefer, bezeichnet: „*Mesodon granulatus* v. Münster sp., Unterer Portland, Holzen am Jth (d. d. Koken 1892)“ (siehe Figur 13). Nicht weniger als 9 vollständig deutliche und regelmäßige Zahnreihen bedecken dicht den ganzen Knochen. Die zweite vom Innenrande gezählt enthält große, starke, oben glatt polierte Zähne, in deren Lücken die winzigen Zähnchen der dritten Reihe sich verstecken. Alle übrigen Zähne sind einander ungefähr gleichgroß und bilden außer den Längsreihen solche, die schräg über den Kiefer verlaufen. Die einzige Unregelmäßigkeit tritt in der dritten Reihe von außen auf, die sich hinten zeitweilig in zwei teilt.

Schwieriger ist es an dem Bruchstück eines rechten Kieferastes von *Mesodon laevior* aus dem Kimmeridge des Lindener Berges bei Hannover eine bestimmte Zahl für die Reihen anzugeben. Das Stück ist schlecht erhalten und die Anordnung regelloser. Zwischen der Hauptreihe und dem Symphysen-Rande befinden sich zwei kleinere Reihen; im ganzen sind es ebenfalls 8 oder 9.

Fig. 13. *Mesodon granulatus*, rechter Unterkiefer.

9 Reihen vermag ich auch nur an dem von Fricke (1876, Tab. II, 8) wiedergegebenen rechten Unterkiefer von *Mesodon* cfr. *laevior* zu unterscheiden; der Text gibt 10 an und steht auch sonst nicht recht in Einklang mit der Abbildung.

Sehr viele hiesige Unterkiefer, die zum Teil schon Fricke's Arbeit zu Grunde gelegen haben, zeigen 5 Reihen. Fricke gibt denn auch als Zahnformel für *Mesodon* $\frac{5}{5:5}$ an und ergänzt damit Heckel's Resultate, der über das Gebiß dieser Gattung nichts hatte aussagen können. Lütken erweitert diese Feststellung durch die Angabe „5—7 in jedem Kiefer." Fricke selbst aber erklärt auch die Unregelmäßigkeit des erwähnten Kiefers mit den vermeintlichen 10 Reihen als „zu unbedeutend, um eine spezifische Trennung zu rechtfertigen." Wenn also bei *Mesodon* ein Schwanken der Reihenzahl zwischen 5 und der doppelten Zahl als möglich angenommen wird, warum sollen die Gebisse der übrigen Gattungen sich konstant bei den schwach begründeten Heckelschen Formeln halten? Neuerdings erklärt sich Stromer außerstande, einen durchgreifenden Unterschied zwischen vielen an sich variierenden *Pycnodus*-Gebissen des Mokattam oder auch nur zwischen *Pycnodus* und *Palaeobalistum* in der Bezahnung zu entdecken.

Die Gaumenplatten zeigen größere Regelmäßigkeit. Aus Beschreibungen und Abbildungen sind mir bisher nur solche mit 3 oder 5 Reihen bekannt geworden. Doch liegt mir auch ein Exemplar von Durchschnittsgröße mit 7 Reihen vor, bezeichnet: „*Pycnodus* Ag., *Pteroceras*-Schicht, Allem bei Hannover." Die beiden äußersten Reihen stehen mit ihrer Oberfläche fast senkrecht zur Ebene derer in der Mittelreihe. An einem zur Hälfte vollzogenen Zahnersatz nach Art des *Lepidotus* ist deshalb nicht zu denken, weil auf allen 7 Reihen die Abkauung Spuren hinterlassen hat.

Eine anormal große Anzahl von Reihen braucht daher an sich nicht notwendig als Degenerationserscheinung aufgefaßt zu werden. Im Gegenteil kann man annehmen, daß das Herübergreifen der Zähne

auf die Seiten des Gaumens und dementsprechend auf die gegenüberliegenden Partien der seitlich umfassenden Unterkieferknochen einen weiteren Fortschritt, nämlich eine erhebliche Erweiterung der Kaufläche bedeutete. Da in den extremsten Fällen die Bezahnung bis auf die aufsteigenden Kieferäste sich erstreckt, wo nur ein beschränkter Raum zur Verfügung steht, so könnten auch dadurch gelegentlich Störungen in der Regelmäßigkeit der Reihenbildung hervorgerufen worden sein, die ja meist in den hinteren Partien am auffallendsten ist.

Auch der äußere Habitus des einzelnen Zahnes, ein an sich durchaus einwandfreies Merkmal für generische Unterscheidungen, hat bisher noch nicht für die einzelnen systematischen Einheiten unzweideutig festgelegt werden können, schon deshalb nicht, weil die meisten Gebisse sehr verschiedene Charaktere von Zähnen vereinen. Wenn Forir's Beobachtung über *Anomoeodus* richtig war, so hätte er, statt daraufhin eine neue Gattung aufzustellen, schließen müssen, daß die typischen Eigenschaften von *Pycnodus*, *Gyrodus* und *Microdon* nicht mehr, wie es im Sinne des Begründers lag, in der Bezahnung zu suchen seien, wenn sich auch die drei Gattungen auf Grund anderer Körpermerkmale als zu recht bestehend bewährt haben.

Indessen ist es unwahrscheinlich, daß eine so differenzierte Zahnskulptur wie die von *Gyrodus* in ganz gleicher Weise auch bei anderen Gattungen auftritt. Wenigstens für *Gyrodus* dürfte daher der Zahntypus feststehen, zumal er verhältnismäßig häufig mit dem ganzen Fossil zusammen gefunden wird. Ähnlich soll ihm nach Wagner (1863) der Zahn von *Scrobodus* sein.

Auch zwei hiesige Kieferstücke aus dem Kimmeridge des Tönnjesberges bei Hannover tragen in den Nebenreihen einige wenig abgekaute Zähne mit einer zentralen Warze, einem ungefurchten Graben und einem einfach zentral gefurchten Wall, denen kleine *Gyrodus*-Zähne für das unbewaffnete Auge in der Tat sehr ähnlich werden können, da bei einiger Abnutzung deren beide dicht beisammen stehenden Wälle zuweilen ineinander übergehen können. Solche Zähne meinte wohl Wagner, wenn er öfters bei *Mesodon* Zähne „mit der Skulptur von *Gyrodus*" anführte, denn die Hauptreihen der genannten Kiefer weisen auf *Mesodon* hin. Sie führen ganz anders aussehende Zähne, die mit den hier befindlichen Originalen von Münster's *Pycnodus granulatus* (= *Mesodon granulatus* Fricke) übereinstimmen. Der Name *granulatus* ist dadurch gerechtfertigt, daß vielfach verzweigte und miteinander verbundene Furchen unregelmäßig kleine Buckel aus der Oberfläche herausschneiden. Fricke stellt nun aber dreien seiner *Mesodon*-Arten *(granulatus, rugulosus* und *Wittei)*, bei denen die Zähne der Hauptreihen gerunzelt sind, zwei andere *(laevior* und *pusillus)* mit glatter Zahnfläche gegenüber. Danach wäre eine für diese Gattung typische Zahnbildung überhaupt nicht vorhanden.

Schon bei *Gyrodus* erwähnte ich indessen Zähne, welche durch die Abkauung jede Skulptur verloren haben. Man wird bei einer weniger stark ausgebildeten Differenzierung der Oberfläche mit diesem Faktor in noch erhöhtem Maße zu rechnen haben. Ich glaube daher, daß sich für *Mesodon* ebenfalls eine bestimmte Skulptur, wenigstens für die Hauptzähne wird finden lassen. Ob bei allen übrigen Gattungen, von denen nur glatte Zähne bekannt sind, tatsächlich keine Skulptur angelegt wird, ließe sich mit Bestimmtheit nur an Ersatzzähnen beobachten. Meines Wissens hat man diese aber an Pyknodonten bisher nicht wahrgenommen.

Wie stark nämlich die Abnutzung durch die Kaufunktion sein konnte, geht aus jenen Zähnen hervor, bei denen in der Mitte der Oberfläche oder an der Seite die Zahnhöhle — zuweilen

in einem geradezu erstaunlichen Maße — angeschnitten ist, so daß kreis- oder halbmondförmige Reste des Zahnes übrig bleiben oder gar, wie schon angedeutet wurde, ein Zahn in zwei getrennte zerlegt wird.

Eine bemerkenswerte Art der Abnutzung findet sich nicht selten bei länglichen, quer zum Kiefer stehenden Zähnen. Eine die hintereinander liegenden Zähne einer Reihe gleichmäßig durchquerende Vertiefung ruft eine Art Rinne in der Längsrichtung des Kiefers hervor (vergl. Pictet et Jaccard, 1860, Taf. XIII, 4 a u. a. m.). Costa und Fricke glauben anscheinend unabhängig voneinander für diese Erscheinung die Mitwirkung einer hornigen Zunge annehmen zu müssen, Heckel bemerkt aber mit Recht, daß dafür in dem festgefügten Gebiß nicht Platz gewesen sein könne. Thiollière's Erklärung durch eine Kaubewegung von vorn nach hinten erscheint daher plausibler. Der Gaumen mußte sich zwischen den beiden Unterkiefern wie der Kolben in einem Hohlzylinder bewegen und seine Mittelreihe furchte dabei mit ihren abgerundeten Seitenkanten die stets etwas außerhalb der Mittelinie gelegenen Hauptreihen des Unterkiefers, die Aushöhlung findet sich nämlich nie in der Mitte der betreffenden Zähne, sondern stets auf der der Symphyse zugewendeten Seite.

Die Annahme einer solchen gewiß äußerst wirksamen Kaubewegung ist übrigens schon dadurch geboten, daß den meisten Gattungen, z. B. *Gyrodus*, die Kaufläche nicht eben ist, sondern einzelne Reihen hervorspringen und auf entsprechend tiefer gelegenen Reihen der Gegenfläche ruhen. Eine seitliche Mahl-Bewegung ist in einem derartigen Gebiß unmöglich.

Eine bessere Unterscheidung als die wechselnde Gestalt der Mahlzähne ermöglicht die der starken Fangzähne, die bei *Gyrodus* und *Mesturus* konisch-spitz, bei den andern Gattungen breitkantig und meißelförmig sind. Gerade sie fehlen aber an isolierten Gebissen fast ständig. Sämtliche Pyknodonten-Zähne sind, eine weitere wesentliche Kräftigung des Gebisses, so fest in Alveolen der Kieferteile eingelassen, daß isolierte Zähne meist nur die abgebrochene Krone zeigen.

Dagegen bieten die Pyknodonten selbst im inneren Aufbau der Zähne nichts, was sie in einen tiefgreifenden Gegensatz zu allen andern Ganoiden stellen könnte. Auch in dieser Beziehung ist daher die Bezahnung kein geeignetes Charakteristikum der Familie. Beim Schleifen eines Zahnes parallel zu seiner Längsachse wird die Zahnhöhle zuerst innerhalb der Krone angeschnitten, denn hier erfährt sie gegenüber ihrer zylindrischen Gestalt in der Wurzel eine Erweiterung. Dem entspricht die Anschwellung des Zahnes in seinem außerhalb des Knochens belegenen Teil, die mitunter zu langen, schwach gekrümmten Kauflächen führt. In der allgemeinen Betrachtung über Fischzähne in Band I (S. 158) rechnet Agassiz die Zähne der Pyknodonten zu dem ersten seiner vier Haupttypen, d. h. zu denen „à dentine simple et à cavité pulpaire unique". „Dentine simple" ist hier nur im Gegensatz zu „dentine plissée" bei komplizierter gebauten Zähnen gestellt. An anderer Stelle (Bd. II, S. 242) kennzeichnet er nämlich die Zähne von *Pycnodus*, *Gyrodus* und *Microdon* genauer, wie folgt: „Chaque dent forme un capuchon creux, appliqué sur la moëlle de la pulpe et divisé en deux couches de dentine distinctes qui s'entourent". Die beiden Schichten, von Didelot (1875) einfach als racine und couronne bezeichnet, von Gegenbaur als Dentin und Schmelz angesehen, haben sich zuweilen voneinander losgelöst, zumal wenn die Zahnwurzel abgebrochen ist, sind aber an gut erhaltenen Zähnen sehr deutlich zu unterscheiden (s. Taf. XIII, 1 und 2). Doch auch sie sind keine Eigentümlichkeit der Pyknodonten; viele andere Fischzähne zeigen die gleiche Zusammensetzung.

Über eine neue Auffassung dieser Bestandteile teilt mir Herr Professor Jaekel gütigst folgendes mit:

„Bei zahlreichen jüngeren Ganoiden und den Teleostiern, besonders solchen mit breiten Kauzähnen, ist der Schmelz ersetzt durch eine schmelzähnliche Substanz, die nicht prismatisch abgesondert und nicht frei von Zahnbeinröhrchen, wohl aber von dem typischen, unter ihr gelegenen Dentin scharf abgesondert ist. Ihre Grundmasse ist durchsichtig und anscheinend ohne Struktur, aber von den wirr verlaufenden Enden der Dentinröhrchen bis nahe unter die Oberfläche durchsetzt. Die Grenze gegen das typische Dentin ist sehr scharf, ihre Kontur hat den in Fig. A skizzierten Verlauf. Unter ihr zeigen die Dentinröhrchen keinerlei Störung, über ihr hört deren regelmäßiger Verlauf auf. Die Röhrchen haben sozusagen ihren Halt ohne Ordnung verloren und verlaufen büschelweise in bogigem Verlauf bis zu ihrem Ende.

Fig. A.

Es kann nun nicht zweifelhaft sein, daß diese äußere, von Dentinröhrchen durchsetzte Schicht durch Einwirkung des Epithels auf das Dentin von außen eingeschmolzen ist, derart, daß zeitweise die Enden der Dentinröhrchen in eine nicht feste, wenn auch mit Kalksalzen übersättigte Lösung hineinragten und deshalb ihren wirren Verlauf annahmen. Auch die vielfach auftretenden pathologischen Verdickungen der Dentinröhrchen an der Einschmelzungsgrenze erfahren dabei ihre Erklärung. Diesen Eigenschaften nach bezeichne ich diese Substanz als Tecodentin (*τήκειν* = schmelzen) oder Schmelzdentin. Dasselbe findet sich z. B. bei Lepidosteiden, Pyknodonten, Saurichthys, Labriden, Spariden und wahrscheinlich, wenn auch später modifiziert bei allen Teleostiern. Echter Schmelz ist mir wenigstens bei den letzteren nicht bekannt geworden. Innerhalb der Lepidosteiden läßt sich deutlich verfolgen, wie der echte, bei älteren Ganoiden vorhandene Schmelz (Ganoin) durch dieses neue Tecodentin verdrängt wird. Das letztere bildet bei *Colobodus* aus dem Muschelkalk eine kleine milchig getrübte Warze, die im Zentrum der Schmelzkappe dem Dentin aufsitzt. Bei jüngeren Lepidosteiden ist der Schmelz dagegen durch die Tecodentinkappe vollständig nach der Seite verdrängt, so daß er sich nur noch in der Einschnürung unter der Krone als dünner Gürtel erhält. Derselbe besteht aber auch hier noch aus mehreren

Prismenlagen und läßt im polarisierten Licht deutlich seinen Schmelzcharakter erkennen. Bei jüngeren und spezialisierten Teleostomen ist der Schmelz ganz verschwunden und das Dentin lediglich von Tecodentin überzogen."

In der hier geschilderten Entstehung des Tecodentins findet jene auffällige Erscheinung ihre Erklärung, in der Owen (1840/45, Text S. 70—73, Atl. Taf. 31, 32, 33, 43) das Hauptkennzeichen des *Lepidotus*-Zahnes gegenüber dem der Pyknodonten gefunden zu haben glaubte. Seiner Ansicht nach beweist der schwach-wellige oder gerade auf die Oberfläche zu gerichtete Verlauf sämtlicher Dentinröhrchen, den er in der oberen Zahnschicht bei *Sphaerodus* und noch ausgeprägter bei *Gyrodus* und *Microdon* an je einem Exemplar feststellt, „a greater diversity and a higher degree of development," als das verworrene Netzwerk, das er an einem *Lepidotus Mantelli* vorfindet und dessen Anblick er treffend mit dem eines vom Regen niedergeschlagenen Kornfeldes vergleicht.

Mir liegen nun 3 mikroskopische Präparate von *Lepidotus*-Zähnen aus Süd-Tirol, Oberschlesien und Nattheim und 5 von Pyknodonten-Zähnen vor (s. Taf. XIII). Einen entscheidenden Unterschied zwischen beiden Gruppen vermag ich nicht anzugeben. Ein Zahn zeigt die Unregelmäßigkeiten der Dentinröhrchen innerhalb des Tecodentins[1] in noch höherem Maße als der *Lepidotus* in der Abbildung Owen's, doch ist es einer jener Pyknodonten-Zähne vom Lindenerberg bei Hannover, die an ihrer bläulich-grauen Oberflächenfärbung leicht kenntlich sind (s. Taf. XIII, 3). Bei den 3 Exemplaren von *Lepidotus* dagegen sowie auch bei den anderen Pyknodonten verlaufen die Kanälchen durchaus regelmäßig; höchstens an der äußeren Umrandung der Zähne, also in einem Kreise, treten hier und da geringe Störungen auf. In diesen am tiefsten gelegenen Teilen[2] des Tecodentins tritt also vermutlich die Verfestigung am spätesten ein. Die Ausdehnung und der Grad der Unregelmäßigkeiten dürfte demnach von der größeren oder geringeren Beschleunigung des „Einschmelzungs"prozesses abhängen. Da aber die in Frage stehende Erscheinung innerhalb getrennter Ordnungen und in verschiedenen Abstufungen auftritt, so ist diese Beschleunigung aller Wahrscheinlichkeit nach der individuellen Variation unterworfen. Für systematische Einteilungen ist daher auch diese Erscheinung nicht verwertbar.

In engsten Zusammenhang damit fällt aber ferner auch die Entscheidung über eine Frage Agassiz's, die bisher keine befriedigende Antwort gefunden hat: „existe-t-il un genre *Sphaerodus*", sind jene früher als Buffoniten bekannten, weitverbreiteten Zähne mit glatter, halbkugeliger Oberfläche ausnahmslos zu *Lepidotus* zu rechnen oder gibt es eine Pyknodonten-Gattung mit gleich aussehenden Zähnen? Seinen Entschluß, trotz einiger Bedenken die Gattung innerhalb der Pyknodonten aufrecht zu erhalten, begründet Agassiz folgendermaßen:

---

[1] In der Abbildung Agassiz's von *Pycnodus gigas* (Bd. I—II, Taf. 7), treten scheinbar sogar in der unteren Schicht, d. h. im Dentin neben den regelmäßigen parallelen Röhrchen verzweigte und unregelmäßige Linien auf. Hier dürfte es sich um das Eindringen von Fadenpilzen handeln, auf die Herr Professor Jaekel (1890) aufmerksam gemacht hat, und die sich auch an einem der mir vorliegenden *Lepidotus*-Zahne nachweisen lassen.

[2] Der echte Schmelz, der sich ja ebenfalls hier am längsten erhält, ist auch an dem Zahn eines *Lepidotus* in einem Rest sichtbar (s. Taf. XIII, 1.)

Die *Sphaerodus*-Zähne

1) sind nie in gleichen Schichten wie die *Lepidotus*-Körper gefunden worden;
2) „forment des rangées très regulières et sont bien espacées“;
3) haben nicht wie die Zähne von *Lepidotus* „un étranglement à la base de l'émail“;
4) haben nach den Untersuchungen Owen's die Struktur der Pyknodonten-Zähne (größere Regelmäßigkeit der Kanälchen).

Quenstedt brachte als neues Trennungsmerkmal eine kleine Spitze[1] im Pol der Zahnoberfläche bei *Lepidotus* hinzu. Wenn er dann Kieferstücke fand, die beiderlei Zähne enthielten, so hätte er diese Unterscheidung zurückziehen müssen. Statt dessen schloß er aber, „daß selbst die sogenannten Sphaerodonten ohne Spitze zu *Lepidotus* gehören.“ Einen zweiten Teil glaubt er *Pycnodus* zurechnen zu können, so daß für ein Genus *Sphaerodus* „wenig Sicheres übrig blieb.“

Um aber Agassiz's Frage entscheidend zu beantworten, muß man auf die Bedeutung zurückgehen, die er dem Namen *Sphaerodus* beigelegt hat: Der erste seiner vier Gründe dürfte durch Funde nach seiner Zeit hinreichend widerlegt sein; auch der zweite kann nach dem, was oben (S. 186) über die Anordnung der Zähne in Reihen gesagt wurde, nicht als stichhaltig gelten; den dritten hat Owen selbst zurückgewiesen, weil „a slight constriction at the base of the enamel“ auch bei den Lepidotiden kein ganz konstantes Merkmal sei. Wie wir sehen, läßt sich schließlich auch die vierte Angabe nicht aufrecht erhalten, da der von Owen angegebene Unterschied, auf den sich Agassiz beruft, rein individueller Natur ist. Das Genus *Sphaerodus* ist somit in der Tat endgültig zu streichen! (Die lebende Gattung *Sphaerodon* gehört den Teleostiern an und steht mit unserer Gruppe in keinerlei Zusammenhang).

Bevor ich damit zur Systematik übergehe, wiederhole ich: Die Anordnung der Mahlzähne in Reihen ist keine spezielle Eigentümlichkeit der Pyknodonten. Von der Regelmäßigkeit dieser Anordnung finden innerhalb der Pyknodonten zahlreiche Ausnahmen statt.

Die Anzahl der Zahnreihen ist kein konstantes Gattungsmerkmal; Gestalt der Mahlzähne und Skulptur der Oberfläche sind bei keiner Gattung vollkommen einheitlich und meist durch Abnutzung stark verändert.

Die Struktur der Zähne ist von der der Lepidotiden nicht grundlegend unterschieden.

Der Bezahnung der Pyknodonten kann also in systematischer Hinsicht bei weitem nicht mehr so große Bedeutung beigemessen werden, wie zur Zeit Agassiz's, weder für eine Abgrenzung nach außen noch für die Einteilung nach innen.

---

[1] Die Spitze verschwindet sehr bald infolge der Abkauung, doch macht sie sich an dem *Lepidotus* aus Nattheim durch eine entsprechende Zuspitzung auch des Dentins im Schnitt deutlich bemerkbar. Bei den beiden anderen Stücken finde ich jedoch nichts derartiges. (Taf. XIII, 1.)

Kapitel V.

Die Systematik.

Die Systematik der Pyknodonten ist von Anfang an der allergrößten Unbeständigkeit ausgesetzt gewesen. Mit der nur langsam anwachsenden Kenntnis des Materials ergaben sich nacheinander verschiedene Einteilungsprinzipien, die durchaus nicht immer zu den gleichen Ergebnissen führten.

Agassiz (1833—43) vereinigte in der Familie der Pyknodonten verschiedene fossile Fische, wie *Coryphaena apoda* der Ittiolitologia Veronese von Volta, den sogen. *Sparus quadracinus* von Torre d'Orlando, Volta's *Diodon orbicularis*, Blainville's *Palaeobalistum orbiculare* auf Grund ihres gemeinsamen äußeren Habitus und des Skeletts, sowie vor allem einer eigentümlichen Bezahnung; das letztere Merkmal veranlaßte ihn auch, vielen einzelnen Gebißteilen eine Stelle in dieser Gruppe anzuweisen. Als solche werden aufgeführt: *Placodus*, *Periodus*, *Gyronchus*, *Sphaerodus*, *Acrotemnus*, *Phyllodus*, *Pisodus*, *Globulodus* und *Scrobodus*. Obwohl besonderer Wert nur auf diejenigen gelegt wird, von denen auch der Körper bekannt ist, nämlich *Pycnodus*, *Gyrodus* und *Microdon*, hebt Agassiz doch jederzeit hervor, daß seine Einteilung in Gattungen lediglich auf Unterschieden im Gebiß beruht. Nur einige Artnamen beziehen sich auf Merkmale des Körpers (*macrophthalmus*, *hexagonus* u. s. w.).

Münster (1842) glaubt in seiner Gattung *Scrobodus* nur eine Zwischenform zwischen Lepidotiden und Pyknodonten zu sehen.

Egerton (1849) wünschte auch den *Platysomus* des Kupferschiefers in die Familie eingereiht zu sehen, und Agassiz mußte ihm schriftlich die Übereinstimmung in Gestalt, Beschuppung und Bezahnung, soweit bekannt, zugestehen.

Wagner (1851) kannte diesen Autor nicht, führt also auch *Platysomus* nicht in der Liste der Pyknodonten. Agassiz's Gattung *Microdon* löste sich ihm in Vertreter von *Pycnodus*, *Gyrodus* und einem neuen Typus auf, zu dem er auch einige unter *Gyrodus* eingereihte Formen hinzuzog und den er als *Mesodon* bezeichnete, weil die Zähne eine Mittelstellung zwischen denen von *Gyrodus* und *Pycnodus* hinsichtlich der Größe einnahmen.

Thiollière (1854) fügte wieder den *Platysomus* hinzu.

Owen (1858) erkannte zuerst die Zugehörigkeit des *Placodus* zu den Reptilien, *Phyllodus* wies er eine Stelle unter den *Labridae* an.

Pictet (1859) berücksichtigte alle bis dahin als Pyknodonten aufgestellten Genera, deren Zahl nunmehr bereits auf 22 gestiegen war, nämlich außer den 13 von Agassiz aufgeführten: *Mesodon*, *Phacodus*, *Platysomus*, *Tholodus*, *Asterodon*, *Nephrotus*, *Cenchrodus*, *Charitodon* und *Hemilopas*. Er trennte sie in die beiden „tribus": Pycnodontes héterocerques und Pycnodontes homocerques und in beiden Abteilungen unterschied er: „genres connus à la fois par leur squelette et par leurs dents" und „genres connus seulement par les dents". In den ersten tribu zog er alle vorjurassichen Gattungen, an Zahl 10, in den zweiten die 12 nachtriassischen. Unter den homocerken befanden sich 8, unter den heterocerken 9 nur nach der Bezahnung bekannte Gattungen. Wenn sich in dieser Absonderung eine berechtigte Vorsicht äußert, so scheint es andererseits kühn, die Heterocerkie des einen *Platysomus* auf alle vorjurassischen Formen auszudehnen und für alle jüngeren ohne weiteres Homocerkie anzunehmen,

wenn auch bereits eine sehr auffällige Übereinstimmung zwischen dem geologischen Alter und dem Entwicklungszustand der Wirbelsäule hatte festgestellt werden können.

Heckel, der 1850 diese wichtige Entdeckung gemacht hatte, zog 1856 einige neue Gattungen (z. T. unter alten Namen) hinzu, lehnte dagegen alle nur nach Zähnen oder Kieferfragmenten bekannten ab, nämlich *Placodus*, *Sphaerodus*, *Phyllodus*, *Colobodus*, *Pisodus*, *Periodus*, *Gyronchus*, *Acrotemnus*, *Capitodus* und *Soricidens*, desgleichen auch *Platysomus*, *Pleurolepis* Quenst. (= *Tetragonolepis semicinctus* Ag.) und *Scrobodus* Münst., weil diese noch zu unbekannt seien oder nicht in allen Merkmalen mit den Pyknodonten übereinstimmten. So konnte er nur 7 Gattungen unterscheiden, nämlich *Gyrodus*, *Microdon*, *Mesodon*, *Stemmatodus*, *Coelodus*, *Pycnodus* und *Palaeobalistum*, die nach dem Stadium der Wirbelbildung, nach der Verbreitung der „Hautrippen", der Form der Schneidezähne und Unterschieden der Flossen in kleineren Gruppen zusammengestellt wurden.

Wagner (1860), der nur die Fische des bayrischen lithographischen Schiefers behandelte, übernahm in seiner zweiten Abhandlung den neuen *Microdon*, verwies aber darauf, daß dieser, weil auf ganz andere Eigenschaften gegründet, keineswegs dem von Agassiz identisch sei. Als neue Gattung stellte er *Mesturus* auf. 1860 identifizierte er *Sphaerodus* mit *Lepitodus* und zog auch *Scrobodus* zu diesem hinüber.

Quenstedt (1867), der dem Unterschied in der Bezahnung nur geringe Bedeutung beimaß, paßte die erste, 1852 gegebene Einteilung seiner „*Pleurolepidae*" ebenfalls den Heckelschen Resultaten an, formte aber auch diese in etwas gewaltsamer Weise um: Hatte er früher nur *Gyrodus*, *Pycnodus* und *Pleurolepis* als Hauptgenera gelten lassen, so acceptierte auch er jetzt Heckel's *Microdon*, der ihm vorher nur ein Subgenus von *Pycnodus* gewesen war. Dagegen wird nunmehr ohne Begründung *Stemmatodus* nur als „subgenerische Bezeichnung" von *Microdon* angegeben. Ebenso willkürlich ordnet er *Coelodus*, *Mesodon*, *Periodus* der Gattung *Pycnodus* unter, anscheinend, um die Einteilung Agassiz's äußerlich nach Möglichkeit, wenn auch etwas künstlich aufrecht erhalten zu können. Auch in der dritten Auflage seines Werkes vom Jahre 1885 sieht er sich nicht zu einer neuen Anordnung veranlaßt. *Sphaerodus* glaubte er ohne bemerkenswerten Rest unter *Pycnodus* und *Lepitodus* aufteilen zu können.

Lütken (1876) faßt die *Pycnodontes veri* mit den *Platysomi* und *Pleurolepides* als *Pycnodontes* (im weiteren Sinne) oder *Lepidopleurini* zusammen, die ihrerseits mit den *Lepidosteini* und *Crossopteri* in der Gruppe der *Ganoidei* vereinigt werden.

Traquair (1879) erklärte die Übereinstimmungen bei *Platysomus* und *Gyrodus* als bloße Konvergenzerscheinung.

Davis (1887) faßt gelegentlich der Besprechung kretazeischer Formen unter dem „Sub-order" *Pycnodontoidei*, Günth. die beiden Familien der *Pleurolepidae* und *Pycnodontidae* zusammen, die den *Pycnodontes héterocerques* und *homocerques* Pictet's zu entsprechen scheinen, wenngleich zu der ersten Familie auch zwei nicht genannte Arten aus dem Lias gehören sollen.

Zittel (1887/90) erhebt die *Pycnodontidae* zu einer Ordnung, innerhalb derer er aber keine Familien unterscheidet. Neben den 7 bei Heckel angegebenen Gattungen und Wagner's *Mesturus* nennt er *Athrodon*, Sauv. *Cleithrolepis*, Egert., *Acrotemnus*, Ag., *Phacodus* und *Periodus*, Ag., äußert aber Zweifel über die Zugehörigkeit der 4 letzten. *Platysomus* bringt er bei seiner Ordnung *Heterocerci*, die Gattungen *Sphaerodus*, *Scrobodus*, *Colobodus* in der Familie *Sphaerodontidae* der Ordnung *Lepid-*

osteidae unter, die tertiären *Sphaerodus*-Arten Agassiz's, sowie Owen's *Pisodon* zieht er dagegen zu der Teleostierfamilie *Sparidae* und deren Verwandten.

Smith-Woodward (1895) wies dem *Cleithrolepis* eine Stelle unter den *Semionotidae* an, die er als Vorläufer der *Pycnodontidae* betrachtet und vereinigte *Periodus* mit *Pycnodus*. Dagegen nimmt er *Anomoeodus*, For., sowie aus dem Libanon *Coccodus*, Pict. und *Xenopholis*, Dav. als neue Gattungen auf, obwohl diese beiden durch ihre Begründer nicht in die Pyknodonten eingereiht worden waren. So weist denn der Katalog des British-Museum nicht weniger als 14 Gattungen auf.

Während aber wenigstens die Namen der drei Agassizschen Hauptgattungen sich noch darunter befinden, erging es den Arten weit schlimmer. Agassiz verzeichnete auf Seite 244 (Band II) 102 Arten, von denen er nur 63 selbst beschrieben hat; Smith-Woodward zählt allein 78 im Londoner Museum vertretene Species auf; seit Agassiz unverändert gebliebene Species befinden sich darunter nur noch 8!

Es kann nicht meine Absicht sein, die mannigfachen Schicksale jeder einzelnen Art aufzuzählen. Einige der ersten Namensänderungen sind von Egerton in seinem Aufsatze von 1877 zusammengestellt worden, aus jüngerer Zeit gibt der Katalog von Smith-Woodward die wichtigsten Anhaltspunkte.

Wie aber die Betrachtung der Arten von *Gyrodus* ergab, vollzieht sich mit wachsender Kenntnis der Formen eine wesentliche Vereinfachung der systematischen Einteilung. Während Agassiz noch die Eigentümlichkeiten fast jeden Exemplars durch Aufstellung eines besonderen Namens hervorheben mußte, lassen sich heute die wesentlichen und unwesentlichen Merkmale schärfer trennen, wenngleich das subjektive Element dabei nie ganz ausgeschaltet werden kann.

Nach dem jedoch, was über die systematische Bedeutung der Bezahnung gesagt wurde, muß aufs nachdrücklichste die Forderung wiederholt werden, alle Befunde an isolierten Gebissen hinsichtlich der Systematik als provisorisch für sich zu behandeln und nur die unter die Endergebnisse einzureihen, die mit Sicherheit auf einen bestimmten Fischkörper bezogen und an ihm nachgeprüft werden können.

Sieht man also von allen Gattungen ab, die nur auf Gebißstücke gestützt sind, so kommen allein folgende in Betracht: *Gyrodus*, *Mesturus*, *Microdon*, *Coelodus*, *Stemmatodus*, *Pycnodus*, *Mesodon*, *Palaeobalistum* und *Platysomus*.

Von diesen Gattungen kann ich zwei nicht als sicher begründete Pyknodonten anerkennen:

Die einzigen Merkmale, die Heckel für seine Gattung *Coelodus* angibt, beziehen sich auf die Bezahnung; im übrigen schließt sich der ganze Körperbau an *Microdon* an.

Platysomus aus dem Zechstein unterscheidet sich von den Pyknodonten, soweit ich diese Gattung kenne, hauptsächlich durch die Anordnung der Schuppen in gleichwertige Vertikal- und Horizontalreihen, die er mit der Mehrzahl der übrigen Ganoiden gemeinsam hat, sowie durch eine sehr abweichende Schuppenskulptur. Nach Williamson ist auch der innere Aufbau der Schuppen nicht mit dem der Pyknodonten zu vergleichen. Die große Ähnlichkeit der äußeren Körperform zwischen *Platysomus* und *Gyrodus* (Wirbelsäule in $^2/_3$ Körperhöhe und Gabelung der Schwanzflosse) kann bei der großen

zeitlichen Trennung nicht als vollwertiger Beweis für eine Verwandtschaft gelten. Ich schließe daher *Platysomus* ebenfalls von den Pyknodonten aus.

So bleiben denn 7 Gattungen übrig. Ihre hauptsächlichsten Erkennungsmerkmale lassen sich in nebenstehender Tabelle anordnen.

Die gemeinsamen Eigenschaften aller Pyknodonten ergeben folgenden Typus:

Körper seitlich komprimiert, Chorda dorsalis persistierend, ca. 30 Wirbel, intermuskuläre Scheidewand an den Apophysen, keine an den Flossenträgern, versteckte Heterocerkie, unpaare Flossen etwa die Hälfte der Rücken- und Bauchkante bedeckend, Bauchflossen winzig oder fehlend, keine Fulcra, Schultergürtel 2-teilig, Bauchscheidewand verknöchert;

Rumpfschuppen rhombisch, in deutlichen Vertikalreihen und schwach angedeuteten, welligen, schräg nach vorn und unten gerichteten Nebenreihen angeordnet, an den stark verdickten Vorderrändern oben und unten durch Zapfen miteinander verbunden, First- und Kielschuppen in je einer Reihe vor den unpaaren Flossen, doppelter Schleimkanal am Rumpf;

Gebiß sehr kräftig, zum Zermalmen von Schalen und Panzern geeignet, Mahlzähne normalerweise in je 3—5 Reihen auf beiden Unterkieferästen, in 3 oder 5 symmetrischen Reihen auf Vomer und Palatina angeordnet, starke Fangzähne zu je 2—5 auf den Zwischenkiefern und Dentalia, Maxillen unbezahnt;

einzelne Wangenteile in der Medianebene zu einer Gaumenstütze verschmolzen; Schädeldach mit plattigen Deckknochen belegt, Parietalia durch gekieltes Occipitale superior getrennt; Praeoperculum groß, Sub- und Interoperculum fehlend; Augen verhältnismäßig hoch und meist groß, Augenring zweiteilig.

Die Gesamtheit dieser Merkmale erlaubt heut leider noch nicht, auf nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu irgend einer andern bekannten größeren Fischgruppe zu schließen. In verschiedenen Einzelheiten lassen sich gewisse Parallelen zu außerhalb stehenden Typen ziehen, doch ist noch nicht in jedem Falle zu entscheiden, inwieweit dabei Konvergenzen oder gar Zufälligkeiten eine Rolle spielen. Ich erwähne noch einmal die Übereinstimmung in der Anordnung der Schädeldachknochen mit *Serranus*, in der Geschlossenheit oder in der Körnelung der Schädelkapsel mit den Siluroiden bezw. Placodermen, ferner die Ähnlichkeit mit den Stören, die nach Smith-Woodward in den Kopfknochen, nach Heckel in der Wirbelbildung und in den hohlen Dornfortsätzen bestehen soll und die auch in dem Besitz der zugeschärften First- und Kielschilder zum Ausdruck kommt. Unbedingt für genetische Beziehungen spricht jedoch die gleiche Zahnstruktur bei Pyknodonten und Lepidotiden. Wenn das minder spezialisierte Gebiß einerseits den Lepidotiden, die unvol-

Hauptmerkmale der Pyknodonten-Gattungen.

	Pycnodus	*Gyrodus*	*Mesturus*	*Mesodon*	*Microdon*	*Stemmatodus*	*Palaeobalistum*
Geologisches Alter	Tertiär	Jura	Jura	Jura (u. Trias?)	Jura	Kreide	Kreide (und Tertiär?)
Äußere Gestalt	gestreckt-scheibenförmig	unregelmäßig 6eckig doch abgerundet	desgl.	viereckig und subrhombisch, mit Einschluß der Flossen dreieckig pfeilförmig	länglich oval	länglich oval	viereckig-subrhombisch
Höhe und Verlauf der Wirbelsäule	in $^1/_2$ Körperhöhe; gegen den Hinterkopf ansteigend	in $^2/_3$ Körperhöhe; Angedeutet S-förmig gegen den Hinterkopf senkrecht einfallend	desgl.	in $^1/_3$ Körperhöhe; gegen den Kopf abwärts gebeugt	desgl.	desgl.	in $^1/_3$ Körperhöhe; sonst grade
Lage des Auges	Unterer Rand in gleicher Höhe mit unterem Bogen. In ca. $^1/_3$ der Entfernung zwisch. Occipitalecke und Mund.	Oberrand in gleicher Höhe mit oberen Bögen, in der Mitte zwischen Occipitalecke und Mund	desgl.	Oberrand in gleicher Höhe mit unteren Bögen	?	in gleicher Höhe mit der Wirbelsäule	?
Flossen	Schwanzflosse ausgefüllt, Strahlen vielfach geteilt	Schwanzflosse tief gegabelt, äußere Strahlen wenig geteilt	Schwanzflosse ausgefüllt	Schwanzflosse ausgefüllt, Strahlen vielfach geteilt. Dors. u. An. mit durchweg langen Strahlen, nach außen convex	Schwanzflosse ausgefüllt, Strahlen vielfach geteilt	desgl.	Schwanzflosse ausgefüllt
Schuppen am ganzen Rumpf erhalten?	nein	ja	ja	selten	nein	nein	ja
Wirbelbildung	geschlossene Halbwirbel	getrennte Halbwirbel	desgl.	desgl.	desgl.	desgl.	?
Anzahl der Gelenkfortsätze	2—7	1	1	1	1	1	2 (?)
Lamellen-Verbreiterung der Apophysen	nur vorn	vorn und hinten, von starken Leisten durchsetzt	?	nur vorn	nur vorn	?	?
Form der Bauchscheidewand	fast grade, unten erweitert	vorwärts gekrümmt	desgl.	desgl.	Grade stabförmig, unten erweitert	desgl.	vorwärts gekrümmt
Schädeldurchbruch vorhanden?	ja	nein	nein	nein	nein	nein	ja
Sehnenbüschel des Hinterkopfes beobachtet?	ja	nein	nein	ja	ja	ja	ja
Normalformel der Zahnreihen	$\frac{5}{3—5 : 3—5}$	$\frac{5}{4 : 4}$	?	$\frac{5}{5 : 5}$ (?)	$\frac{3}{4 : 4}$	$\frac{5}{3 : 3}$	$\frac{5}{3 : 3}$
Form der Greifzähne	meißelförmig	konisch	?	meißelförmig	meißelförmig	meißelförmig	meißelförmig
Zahl der Wirbel	ca. 29	30—32	ca. 35	29	38 (?)	26	?
Erhaltene Schuppenreifen	8—10	36	ca. 40 (?)	12—13	14—16	10—12	?
Obere Flossenträger	55 (?)	33—38	?	schwankend zwisch. 33 und 44	47	35	?
Untere Flossenträger	ca. 50	25—30	?	35	?	35	?
Schwanzflossenstrahlen	ca. 35	30—36	ca. 14	20	27	17	?
Verhältnis von Höhe und Länge	wechselnd	2 : 3	2 : 3	1 : 1	2 : 3	2 : 3	?

lendete Entwicklung der Wirbel andererseits den Pyknodonten eine primitivere Stellung anweist und wenn im Bau des Körpers, in der Anordnung der Schädelknochen und der Schuppen keine Übereinstimmung herrscht, so ist daraus nur zu folgern, daß die Verwandtschaft eine sehr weitläufige ist. Die Pyknodonten mögen sich schon früh von der gemeinsamen Wurzel abgezweigt, infolge ihrer eigenartigen Lebensweise sich sehr schnell spezialisiert und die mit den Vorfahren gemeinschaftlichen Merkmalen schon früh verloren haben. Sie stehen in der Höhe der Organisation den Teleostiern nicht allzufern. Vor allem weise ich darauf hin, daß in der fischreichen Kreide des Libanon *Palaeobalistum* der einzige Vertreter der Ganoiden ist. Für schnelle Entwicklung und Anpassung an einseitige Lebensbedingungen scheint mir auch die Kurzlebigkeit, die meist geringe horizontale Verbreitung und die scharfe Umgrenzung der einzelnen Gattungen gegeneinander zu sprechen. *Gyrodus* ist erst aus dem Malm bekannt, hat hier bereits seine größten Dimensionen *(G. circularis)* angenommen und verschwindet auch bereits wieder. Ebenso werden *Stemmatodus rhombus* nur in der Kreide von Castellamare bei Neapel und Reste des Körpers von *Pycnodus* bisher nur im Eocän des Mte. Bolca gefunden. *Microdon* und *Mesturus* sind ebenfalls auf den Jura, *Palaeobalistum* anscheinend auf die Kreide beschränkt. Nur *Mesodon* tritt bereits in der Trias *(M. Hoeferi)* auf und hält sich bis zum Malm. Er ist auch anscheinend lokal am weitesten verbreitet und hinsichtlich der Körpergröße, der Bezahnung, der Beschuppung und der Anzahl der Flossenstrahlen die variabelste Form. In der Zusammensetzung des Schädels und der Ausbildung der Wirbel bildet er mit *Gyrodus*, *Mesturus*, *Microdon* und *Stemmatodus* eine natürliche primitivere Gruppe, während *Palaeobalistum* sich mit seinem Schädeldurchbruch, sowie auch im geologischen Alter und nach Heckel in der Entwicklung der Wirbelbögen am nächsten an *Pycnodus* anschließt.

Lebensweise.

Die Pyknodonten sind, nach einem Ausdruck Agassiz's poissons broyeurs, d. h. ihre Nahrung bestand aus Krustazeen, Muscheln und Schnecken. Die einander entsprechend gewölbten Kauplatten des Ober- und Unterkiefers mit ihren kräftigen, meist in geschlossenen Reihen gestellten Mahlzähnen und die ungewöhnlich starke Abkauung weisen ebenso darauf hin wie die Heranziehung der gesamten unteren Kopfhälfte zur Festigung des Gebisses und die darin zum Ausdruck kommende Konvergenz mit dem lebenden *Anarrhichas lupus*. Auch die weitgehende Differenzierung der Zähne und die zu vermutende Ausschaltung eines häufigeren Zahnwechsels machen eine starke Inanspruchnahme der Kauwerkzeuge in hohem Maße wahrscheinlich.

Die Beute bestand also aus festsitzenden oder langsam kriechenden Bewohnern des Meeresgrundes und wurde mit den langen und kräftigen Schneidezähnen losgerissen und aufgelesen. Mit dem Aufenthalt zwischen Unebenheiten des Bodens wurde bereits das Aufwärtsrücken des Auges in Verbindung gebracht; auch die hohe Lage der Brustflossen und die Verkümmerung der Bauchflossen dürfte in der

gleichen Ursache ihre Erklärung finden. Die Größe der Augen scheint sogar anzudeuten, daß die Tiefe, in der die Tiere sich aufhielten, keine unbeträchtliche war. Wenn man auch nicht mit O. Fraas anzunehmen braucht, daß die lithographischen Schiefer selbst in größerer Tiefe abgesetzt seien, so stände doch nach der Waltherschen Erklärung der Solnhofener Plattenkalke nichts der Ansicht entgegen, daß die Fische aus tieferen Gewässern der Nachbarschaft eingeschleppt worden sind.

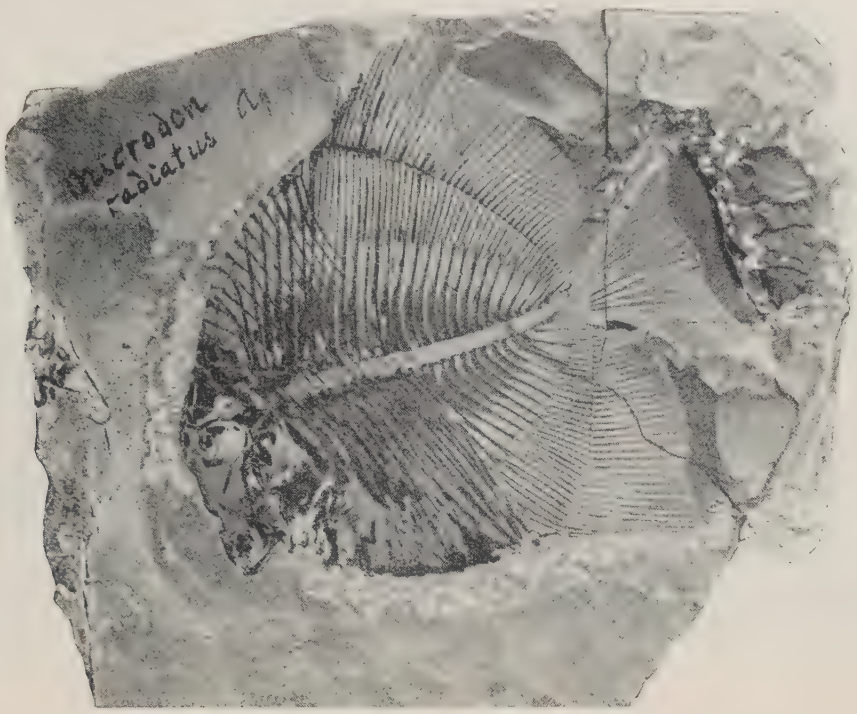

Fig. 14. *Mesodon.*

Ich habe in der Rekonstruktionsfigur des *Gyrodus hexagonus* eine Stellung gewählt, die wohl beim Absuchen des Meeresbodens die gewöhnliche war. In dieser Schwimmstellung, die zugleich den wasserzerschneidenden Kiel des Hinterkopfes zur Geltung kommen läßt, dient, wie ich bei lebenden Fischen im Berliner Aquarium beobachten konnte, der horizontale untere Schwanzlappen und die parallele Afterflosse hauptsächlich der Lokomotion, der fast senkrecht stehende obere Schwanzlappen und die Rückenflosse werden in gewissem Maße als Steuer benutzt. *Mesodon* mit dem breiten, dicht geschlossenen, aber sehr zarten Flossensaum besaß offenbar die größte Beweglichkeit der einzelnen Flossenteile gegeneinander. Die Nahrungsweise der Pyknodonten läßt eine schnelle Fortbewegung im allgemeinen entbehrlich erscheinen. Die verhältnismäßig plumpe Gestalt und der feste Schuppenpanzer sprechen ebenfalls nicht für große Geschwindigkeit. Andrerseits sahen wir oben, daß die kräftige Entwicklung der Schwanzflossen und die Einwirkung der Hinterleibsmuskulatur auf die lamellenförmige Erweiterung der

Apophysen und auf das Schuppenkleid auf nicht unerhebliche Schlagbewegungen schließen lassen. Die jüngeren Formen nehmen denn auch eine mehr längliche Gestalt an und machen im ganzen den Eindruck größerer Gewandtheit. Eine schnellere Fortbewegung mochte mehr zur Flucht als zur Verfolgung dienlich sein und wurde augenscheinlich erst allmählich erworben. (Vergl. Fig. 14 und 15).

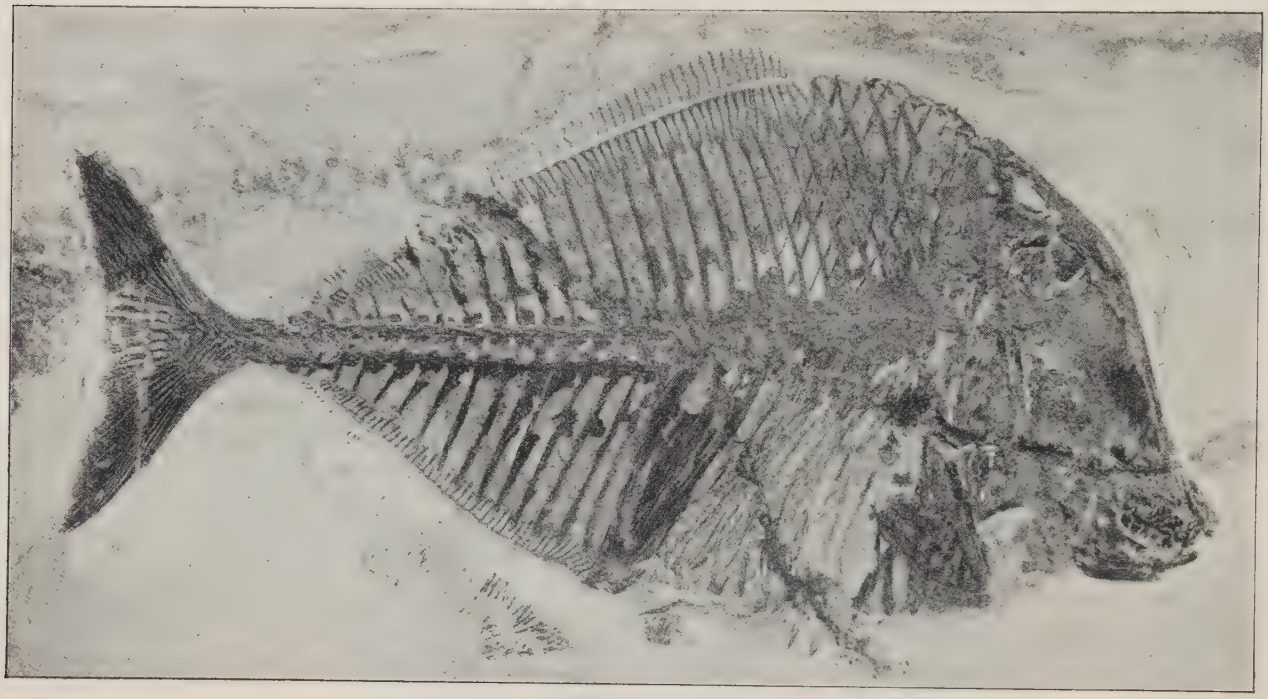

Fig. 15. *Pycnodus.*

Literaturverzeichnis.

1818. De Blainville. Nouveau Dictionnaire d'Histoire naturelle (Bd. 28). „Sur les ichthyolites ou les poissons fossiles.“ Paris.

1833—43. Agassiz. Recherches sur les poissons fossiles (Text Bd. I und II, Atl. Bd. II). Neuchâtel.

1836. v. Münster. Leonhard und Bronns Neues Jahrbuch (S. 581). Stuttgart.

1839. v. Münster. Leonhard und Bronns Neues Jahrbuch (S. 678). Stuttgart.

1842. v. Münster. Leonhard und Bronns Neues Jahrbuch (S. 45). Stuttgart.

1840—45. Owen. Odontography. London.

1846. v. Münster. Beiträge zur Petrefaktenkunde (Heft 5 und 7). Bayreuth.

1849. Williamson. Phil. Trans. Roy. Soc. „On the microskopic Strukture of shales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid Fishes. London.

1849. Phil. Grey Egerton. Quarterly journal of the geological Society of London (S. 325) Bd. 5. „On the affinities of the genus Platysomus.“ London.

1850. Dixon. The geology and fossils of the tertiary and cretaceous formation of Sussex. London.

1850. Joh. Jakob Heckel. Sitzungsberichte der k. k. Wiener Akademie der Wissenschaften (Mathem. naturwissensch. Klasse), Bd. V, S. 143 und 358. (Juli und November). Wien.

1850. Costa. Paleontologica del Regno di Napoli. Neapel.

1851. Costa. Leonhard und Bronns Neues Jahrbuch (S. 182). Stuttgart.

1851. Dr. Andr. Wagner. Abhandlungen der zweiten Klasse der königl. Akademie der Wissenschaften, Bd. VI, 1. Abteil.: „Beiträge zur Kenntnis der in den lithographischen Schiefern Bayerns abgelagerten vorweltlichen Fische.“ München.

1852. Fr. Aug. Quenstedt. Handbuch der Petrefaktenkunde, 1. Ausgabe (S. 209). Tübingen.

1853. Phil. Grey Egerton. Proceedings of the geological society and Magazine 53, pag. 276. London.

1854. Pictet. Traité de Paléontologie (S. 194). Paris.

1854. Joh. Jakob Heckel. Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse d. Kais. Akademie der Wissenschaften (Märzheft). Wien.

1854. Thiollière. Poissons fossiles provenant des gisements du Bugey, Bd. I. Paris.

1855. Osk. Fraas. Württembergische Jahreshefte (S. 94—102) „Beiträge zum obersten weißen Jura in Schwaben. Stuttgart.

1856. Joh. Jakob Heckel. Denkschriften der Mathemat.-Naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften (Bd. XI): „Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische Österreichs.“ Wien.

1860. Dr. Andr. Wagner. Münchener gelehrte Anzeigen (S. 390): „Vergleichung der vorweltlichen Fauna des lithograph. Schiefers von Cirin mit den gleichnamigen Ablagerungen im fränkischen Jura.“ Leipzig.

1860. T. C. Winkler. Poissons fossiles de Solenhofen. Harlem.

1860. Pictet et Jaccard. Matériaux pour la Paléontologie Suisse (III. série): „Description de quelques débris de reptiles et poissons fossiles.“ Genf.

1861. Dr. Andr. Wagner. Abhandlungen der königl. bayrischen Akademie der Wissenschaft II. Klasse, Bd. IX, II. Abteilung: „Monographie d. foss. Fische aus dem lithogr. Schiefer Bayerns (1. Teil).“ München.

1863. Dr. Andr. Wagner. „Monographie d. foss. Fische aus dem lithogr. Schiefer Bayerns (2. Teil)“, Bd. IX, III, Abteilung. München.

1864. Phil. Grey Egerton. Quarterly journal of the geological society. London.

1864. Hermann Credner. Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft (Bd. 16, S. 244): Die Pteroceras-Schichten der Umgebung von Hannover. Berlin.

1866. Joung. Zeitschrift der deutsch. geol. Gesellschaft (Bd. 22, S. 301): „Affinites of Platysomus and allied genera.“ London.

1867. F. Aug. Quenstedt. Handbuch der Petrefaktenkunde, II. Auflage. Tübingen.

1869. Phil. Grey Egerton. Quarterly journal of the geological Society of London (S. 379): „On two new species of Gyrodus.“ London.

1873. Thiollière. Poissons fossiles provenant des gisement du Bugey, Bd. II. Paris.

1875. Didelot. Bulletin de la société géologique de la France, 3. sér. III., S. 237—256. Pl. VI. Paris.

1875. Geinitz. Palaeontographica, Cassel.

1876. Fricke. Palaeontographica, Bd. XXII, S. 364, Taf. XIX. „Die fossilen Fische aus den oberen Juraschichten von Hannover.“ Cassel.

1876. Lütken. Palaeontographica, Bd. XXII, S. 1—54: „Über die Begrenzung und Einteilung der Ganoiden.“ Cassel.

1877. Egerton. Geological Magazine (S. 49): „On some new Pycnodonts.“ London.

1877. Cornuel. Bulletin de la société géologique de la France, 3. sér. V. S. 609. Paris.

1878. Osk. Fraas. Aus dem Orient, Teil II: Geologische Beobachtungen am Libanon, S. 92, Taf. IV, Fig. 5, 6. Stuttgart.

1879. Cornuel. Bulletin de la société géologique de la France (Bd. VIII, S. 150. pl. III). Paris.

1880. Sauvage. Bulletin de la société géologique de la France (Bd. VIII, S. 459 ff., pl. 14 und S. 524, pl. 19—21). Paris.

1881. Vetter. Die Fische aus dem lithographischen Schiefer im Dresdner Museum. Dresden.

1887. Davis. Scientific Transactions of the Royal Dublin Society (vol. III, ser. II): „The fossils of the Chalk of Mount Lebanon in Syria.“ Dublin.

1887. H. Forir. Annales de la Société géologique Belg. Bd. XIV, p. 25: „Contributions à l'Etude du système crétacé de la Belgique.“

1888—89. H. Forir. Ann. Soc. géol. Belg., Bd. XVI, p. 445: Fortsetzung.

1889. Smith-Woodward. Proceedings of the Zool. Society of London: „Synopsis of fossil fishes.“ London.

1887—90. Karl v. Zittel. Handbuch der Palaeontologie, Bd. III, S. 236. München-Leipzig.

1890. Smith-Woodward. Geological Magazine, Dec. III, vol. VII, No. 310, p. 158: „On a species of Pycnodontfish (Mesodon Damoni) from the Portland Oolite.“ London.

1890. Smith-Woodward. Proceedings of the Zool. Society of London: „On some new fishes from the English Wealden and Purbeck beds.“ London.

1892. Smith-Woodward. Proceedings of the Geologist's Association (vol. XII): „Supplementary observations on some fossil fishes of the English lower Oolite.“ London.

1893. Sauvage. Bulletin de la société d'histoire naturelle d'Autun (Bd. VI): „Notes sur quelques poissons du calcaire bitumineaux d'Orbagnoux (Ain).

1893. Smith-Woodward. Annales and Magazine of Natural History (Ser. 6, vol. XII): „On some British Upper Jurassic fish-remains.“ London.

1893. Smith-Woodward. Geological Magazine (Dec. III, vol. X): „Some cretaceous Pycnodont fishes.“ London.

1895. Smith-Woodward. Geological Magazine (Dec. IV, vol. II): „Synopsis of the remains of Ganoid fishes from the Cambridge Greensand“ (Anomoeodus). London.

1895. Smith-Woodward. Geological Magazine (Dec. IV, vol. II): „A contribution to knowledge of the fossil fish-fauna of the English Purbeck beds.“ London.

1895. Smith-Woodward. Catalogue of the fossil fishes in the British-Museum (Bd. III, S. 11 u. 189). London.

1895. Smith-Woodward. The fossil fishes in the Talbragar beds, New-South-Wales (S. 12: Aetheolepis). Sydney.

1896. Smith-Woodward. Annals and Magazine of Natural History (ser. 6, vol. XVII): „On some remains of Pycnondont fish, Mesturus, in the Oxford Clay of Peterborough.“ London.

1898. Smith-Woodward. Outlines of Vertebrate Palaeontology for students of zoology. Cambridge.

1902. H. E. Sauvage. Mémoires de la société géologique de la France (T. IX): „Recherches sur les Vertébrés du Kimmeridgien supérieur de Fumel.“ Paris.

1905. E. Stromer. Beiträge zur Pal. und Geol. Österr.-Ung. und d. Orients, Bd. XVIII, Heft 3 und 4: „Die Fischreste des mittleren und oberen Eocäns von Ägypten.“ II. Teil, S. 185. Wien und Leipzig.

1905. Gorjanović-Kramberger. Ebenda: Die obertriadische Fischfauna von Hallein in Salzburg, S.219. Wien und Leipzig.

Sonst in Betracht gezogene Arbeiten.

1858. Owen. Phil. Trans. „Description of the skull and teeth of Placodus laticeps etc.“ London.

1860. Kölliker. Über das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier. Leipzig.

1879. Traquair. Trans. Roy. Soc. „On the structure and affinites of the Platysomidae.“ Edinburgh.

1886. Günther. Handbuch der Ichthyologie. deutsch. Ausgabe (übersetzt von v. Hayeck). Wien.

1897. Priem. Sur les poissons de l'Eocène du Mont Mokattam (Egypte). Bull. Soc. géol. de France, Sér. 3. T. 25, S. 212—227, Pl. 7. Paris.

1899. Jaekel. Verhandlungen der deutsch. zool. Gesellschaft (S. 249): „Die Zusammensetzung des Schultergürtels." Hamburg.

1890. Jaekel. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde: „Gänge von Fadenpilzen in Dentinbildungen." Berlin.

1901. Gegenbaur. Vergleichende Anatomie d. Wirbeltiere. Leipzig.

1902. Jaekel. Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena.

1904. Bridge and Boulenger. The Cambridge Natural History. London.

Verzeichnis der im Berliner Museum für Naturkunde enthaltenen Pyknodonten

mit Ausnahme bloßer Bezahnungsreste.

(Februar 1906)

No.	Erhaltungszustand	läßt besonders gut erkennen	ist bezeichnet	Bemerkungen
	Gyrodus circularis AG.			
1	Kopf und Vorderrumpf, Schwanzteil mit Dorsale, ein Mittelstück mit Schuppenresten. Auf der rechten Seite gelegen.	Schädeldecke beiderseits, Wangenknochen, Schuppen, Schwanzflosse	*Gyrodus circularis* AG. Malm Solnhofen	
2	Ganzes Exemplar zum Teil mit Gyps ergänzt. Unscharfe Konturen. Rechte Seite zeigend.	einzelne Grenzen der Schädelknochen, allgemeine Proportionen	*Gyrodus circularis* AG. Malm Eichstädt	eingerahmt in der Schausammlung
	Gyrodus hexagonus sp. BLV.			
3	Ganzes Exemplar. Abdruck der rechten Seite zeigend.	Schuppenskulptur	*Gyrodus hexagonus* AG. Solnhofen ob. Malm	eingerahmt in der Schausammlung
4	Platte und Gegenplatte (4a und 4b). Ganzes Exemplar.	Kopfknochen	*Gyrodus hexagonus* AG. Solnhofen Redenbacher'sche Samml.	4b zersprungen und am Kopf zerstört
5	Ganzes Exemplar, linke Außen-, teilweise rechte Innenseite zeigend. Schwanzlappen unvollständig.	Wangenknochen, Rückenschilder	*Gyrodus hexagonus* AG. Solnhofen Redenbacher'sche Samml.	
6	Schuppenpanzer durchsichtig. Ganzes Exemplar, rechte Innenseite zeigend, Rücken vor der Dorsalen mit Hinterkopf abgebrochen.	Schuppenpanzerung, Schleimkanäle, Augenring, Flossen	*Gyrodus hexagonus* AG. cf. *Gyr. frontalis* MÜNSTER ob Jura Kehlheim Koll. Münster	Ein wenig unter der gewöhnlichen Größe. Versch. Abweichungen. (s. S. 158)
7	Ganzes Exemplar, linke Seite zeigend. Flossen fehlen.	Kopfknochen, Schleimkanäle, Kielschilder	*Gyrodus hexagonus* AG. ob. Jura Solnhofen alte Sammlung	über dem Gestein erhaben, graue Farbe
8	Ganzes Exemplar, linke Seite zeigend.	Gehirnkapsel	*Gyrodus hexagonus* BLV. ob. Juraform. Solnhofen v. Fischer'sche Samml.	
9	Ganzes Exemplar, Abdruck der linken Seite zeigend. Schwanzflosse umgeschlagen, Rückenflosse zerstört.	Wangenschuppen, Hinterkopf	*Gyrodus hexagonus* ob. Jura Solnhofen	
10	Ganzes Exemplar, rechte Seite zeigend.		*Gyrodus gracilis* MÜNST. ob. Jura Kehlheim	Jugendstadium 3,2 cm lang, 2,5 „ hoch
11	Ganzes Exemplar, reehte Seite zeigend. Schwanzflosse umgeschlagen, Augenregion zerstört.		*Gyrodus hexagonus* AG. ob. Jura Solnhofen Redenbacher'sche Samml.	schwarzgraue Gesteinsfarbe
12	Bis auf die Schwanzflosse zerstörtes Exemplar. Vom Kopf nur das Auge kenntlich. Ein Teil der Wirbelsäule nach unten herausgerissen; rechte Seite zeigend.	Intermuskuläre Scheidewand an den Apophysen	*Gyrodus hexagonus* AG. ob. Jura Solnhofen	mehrfach zersprungen
13	Zerstörtes Exemplar. Schnauze fehlt, Schädelknochen zerstreut. Rechte Seite zeigend.	Occipitale-Oberseite, Innenwand der linken Schädelseite	*Gyrodus hexagonus* AG. ob. Jura Solnhofen Redenbacher'sche Samml.	
14	Zerstörtes Exemplar. Schwanzflosse fehlt.		*Gyrodus hexagonus* AG. *Microdon hexagonus* AG. ob. Jura Solnhofen Koll. Münster	
15	Sehr zerstört, nur Teile der Beschuppung erhalten, doch Umrisse erkennbar.		ob. Jura Solnhofen Redenbacher'sche Samml.	Auf der Platte Streifen, die vermutl. durch Fortschleifen d. Kadavers auf dem Meeresboden von den Schuppen erzeugt worden sind, graue Farbe.
16	Unvollständig. Stark erhabene Frontalpartie mit Augenhöhle, Operculum und Clavicula. Teile der Beschuppung. Linke Seite zeigend.	Vorderseite des Gesichts	ob. Jura Solnhofen Redenbacher'sche Samml.	
17	Hinterkopf und Vorderrumpf. Schwanzflosse umgeschlagen.		mit Gegenplatte (*Gyrodus hexagonus* AG.) ob. Jura Solnhofen Redenbacher'sche Samml	Gegenplatte fehlt
18	Kopf.	beide Unterkieferzahnreihen	*Gyrodus hexagonus* AG. ob. Juraform. Solnhofen Häberlein 1880	über dem Gestein erhaben.
19	Zerstreute, spärliche Reste vom Kopf, Bezahnung, Beschuppung.	beide Unterkiefer von unten	*Gyrodus: Microdon analis* MÜNST. ob. Jura Solnhofen Koll. Münster	

No.	Erhaltungszustand	läßt besonders gut erkennen	ist bezeichnet	Bemerkungen
20	Maul und Schuppen der Leibeshöhle bis zur Bauchscheidewand.		*Gyrodus hexagonus* AG. ob. Jura Solnhofen ges. v. Dittrich	
21	Ganzes Exemplar. Verschwommene Umrisse. Alles unscharf.			geolog. Schausammlung
22–31	Höchst unvollständige, vielfach zerstörte und unklare Reste; mit einer Ausnahme aus Solnhofen.			Darunter einige in Platten und Gegenplatte.
32	**Pycnodus** AG. Ganzes Exemplar, groß.	Clavicula u. Präoperculum Schädeldurchbruch, obere Bögen u. Gelenkfortsätze, Unterkiefer - Außenseite, Gaumenbezahnung, Schwanzflosse, Firstschilder	*Pycnodus platessus* AG. Eocän Monte Bolca, Verona, Ital.	
33	Ganzes Exemplar, Platte und Gegenplatte.	Schädeldurchbruch, Augensubstanz erhalten, Darmkanal als Steinkern	(*Nasus rectifrons*) *Pycnodus* Eocän Bolca	
34	Kleines an der Rückenflosse zerstörtes Exemplar.	Schädeldurchbruch, sehr starke Schwanzflosse	*Pycnodus platessus* Eocän Monte Bolca	
35	Wenig gut erhalten, aber vollständig.	Schädeldurchbruch	*Pycnodus platessus* AG. Eocän Monte Bolca	Schausammlung
36	**Mesodon** WAGN. Ganzes Exemplar.	Flossenstrahlen, Flossenträger, Apophysen	(*Microdon radiatus*) (*Microdon elegans*) ob. Jura Solnhofen	Schausammlung
37	Kleines Exemplar, Bauchrand und Bauchflosse fehlend.	desgl.	(*Microdon*) (*Mesodon*) ob. Jura Solnhofen	Übungssammlung
38	Sehr kleines Jugendexemplar, wenig gut erhalten.		*Mesodon pulchellus* WAGNER, Foss. Fische I, p. 75 ob. Juraform. Solnhofen	
39	Schwanzflosse und hinterer Teil der Rückenflosse und des Leibes. Größtes der hiesigen Stücke der Gattung.		*Mesodon macropterus* WAG. ob. Jura Solnhofen Koll. Redenbacher	
40	Staniolabdruck eines ganzen Exemplars.			
41	**Microdon** HECK. Ganzes Exemplar.	Wirbelsäule, Schwanzflosse, Bezahnung	*Microdon elegans* ob. Jura Solnhofen (?)	Schausammlung
42	Vorderteil eines Kopfes.	Bezahnung des linken Unterkiefers	*Microdon notabilis* (MSTR.) WAGN. Foss. Fische III, f. 3 ob. Jura Kehlheim Koll. Fischer	
43	**Stemmatodus** HECK. Platte mit zwei ganzen Exemplaren. Kopfenden einander zugewandt.	Flossen	Castellamare	
44	Platte mit zwei ganzen Exemplaren.		Castellamare G. Böse 1850	
45	Ganzes Exemplar.		*Stemmadotus* HECK. Castellamare	
46	Ganzes Exemplar.		(*Pycnodus rhombus*) *Stemadotus* HECK. Castellamare	
47	Ganzes Exemplar.		Fisch zwischen Caprotin. u. Hippuriten auf dem Wege von Castellamare nach Vico *Stemmadotus* HECK.	
48	Unvollständiges Exemplar.		ebenso	
49	Sehr unvollständiges Exemplar.		*Stemmadotus* HECK. Castellamare	
50	**Mesturus** WAGN. Gypsabguß eines ganzen Exemplars in der Größe eines *Gyrodus circularis*.	Schuppenreihen, Schwanzstiel		

Lebenslauf.

Am 27. April 1882 wurde ich, Edwin Georg Eugen Hennig, evangelischer Konfession, als Sohn des (inzwischen verstorbenen) Kaufmanns Arthur Hennig und seiner Gemahlin Eugenie, geborene Schmädicke, zu Berlin geboren.

Hierselbst besuchte ich auch die Vorschule und das Kgl. Wilhelms-Gymnasium und bestand Ostern 1902 die Reifeprüfung. Das Sommersemester 1902 brachte ich an der Universität Freiburg i. Br., die übrige Studienzeit an der Universität Berlin zu. Anfangs studierte ich allgemeine Naturwissenschaften, wandte mich aber bald mehr und mehr dem speziellen Gebiete der Geologie und Paläontologie zu, hörte daher auch Vorlesungen an der Berliner Bergakademie.

Am 10. Mai 1906 bestand ich die Promotionsprüfung.

Die Herren Dozenten, deren Vorlesungen und Übungen ich besuchte, waren:

in Freiburg: Fischer, Keibel, Rickert, Weismann;

in Berlin: (Universität): Branco, Ehrenreich, Hertwig, Jaekel, Klein, v. Luschan, Philippi, F. E. Schulze, Schumann, Simmel, Stumpf, Vierkandt, v. Wolff.

(Bergakademie): Krusch, Potonié, Rauff, Scheibe, Wahnschaffe.

Allen meinen sehr verehrten Herren Lehrern sage ich aufrichtigen Dank.